LES PRINCIPAUX TYPES D'ASCOCARPES : LEUR ORGANISATION ET LEUR ÉVOLUTION

Troisième partie :

LES PYRÉNOCARPES

par Marius CHADEFAUD*

RÉSUMÉ. – En partant des *Dothiora* et en utilisant, comme pour les Discocarpes (2ème partie), les notions de gynocarpe et de carpocentre, on peut distinguer, du point de vue ontogénique :

1) Les Pyrénocarpes des Pyrénomycètes ascoloculaires, savoir : A. des *Dothidea* aux *Mycosphaerella* : types dothidéens et mycosphaerelliens; B. des *Dothidella* aux Microthyriacées : types pléosporiens (*Dothidella; Botryosphaeria* et *Cucurbitaria; Leptosphaeria* et *Pleospora;* Hystériacées) et type astérinien.

2) Les Pyrénocarpes des Pyrénomycètes ascohyméniaux : A. type para-ascothécien non nectrioïde (*Bertia*); B. type para-ascothécien nectrioïde (Nectriales); C. types eu-ascothéciens (= sphaeriacéens) des Xylariales, Diatrypales, Diaporthales et Sordariales.

3) Les Pyrénomycètes périsporiés et plectascés, résultant d'une évolution régressive à partir d'Ascoloculaires ou d'Ascohyméniaux.

SUMMARY. – Using the ideas of gynocarp and carpocentrum, as for the discocarps (cf. second part) one may distinguish, from the ontogenical point of view, from *Dothiora* :

1) Pyrenocarps of ascolocular Pyrenomycetes : A. from *Dothidea* to *Mycosphaerella* : dothidean and mycosphaerellean types; B. from *Dothidella* to Microthyriaceae : pleosporean types (*Dothidella; Botryosphaeria* and *Cucurbitaria; Leptosphaeria* and *Pleospora;* Hysteriaceae) and asterinean type.

2) Pyrenocarps of ascohymenial Pyrenomycetes : A. non nectrioid para-ascothecian type (*Bertia*); B. nectrioid para-ascothecian type (Nectriales); C. eu-ascothecian (= sphaeriacean) types of Xylariales, Diatrypales, Diaporthales and Sordariales.

3) Perisporiacean and plectasceous Pyrenomycetes, resulting from a regressive evolution from Ascolocular or Ascohymeniales.

* Laboratoire de Cryptogamie, Université Paris VI, 9 Quai St.-Bernard, 75005 Paris (France).
CRYPTOGAMIE, MYCOLOGIE *(Cryptog., Mycol.)* TOME 3 (1982).



I. – DONNÉES PRÉLIMINAIRES

Couramment appelés périthèces (l. sensu), les pyrénocarpes sont les fructifications à asques des Pyrénomycètes, lesquels forment un groupe complexe et polyphylétique. Ils ne sont ouverts à maturité que par un **ostiole** étroit en forme de pore ou de fente. Chez diverses espèces, qualifiées de **Périsporiées**, ils ne s'ouvrent pas du tout : les ascospores sont libérées par la destruction de leur paroi. Chez d'autres, périsporiées ou non, qualifiées de **Plectascées**, les asques y sont disposés sans ordre défini.

En 1951, LUTTRELL (1951a) a distingué et défini les divers types de périthèces observables chez ces Champignons. En 1960, nous nous sommes inspiré de cet excellent travail, mais ici nous nous placerons d'un autre point de vue : comme pour les discocarpes, nous partirons des *Dothiora* (cf. 1ère partie, fig. 4, A et B), eux-mêmes comparés aux pachy-acervules des *Coryneum* et des formes analogues (id., C), et nous essayerons de ranger les gynocarpes des divers Pyrénomycètes en les enchaînant les uns aux autres. Mais nous ne pourrons pas le faire comme s'ils appartenaient à une série évolutive unique, car il nous faudra distinguer :

1. les **Pyrénomycètes ascoloculaires**, ou **Loculoascomycètes**, dont les carpocentres sont comparables à ceux des Discomycètes non parathéciens, et logés directement dans une cavité, ou **locule à asques**, du gynocarpe : types **dothidéen** et **mycosphaerellien**, puis types **pléosporien** et **astérinien**.

2. les **Pyrénomycètes ascohyméniaux**, ou **Pyrénomycètes ascothéciens** dont les carpocentres dérivent d'un appareil arbusculaire ou glomérulaire, qui produit autour d'eux une **ascothécie** : types *Bertia*, et *Coronophora* (?) et types *nectrioides*, qui ne sont encore que **pré-ascothéciens**, puis types **sphaeriacéens**, qui sont **typiquement ascothéciens**. Comme on l'a vu à propos des Discomycètes Pézizéens operculés, il semble y avoir une parenté entre les Ascothéciens et ceux-ci.

3. enfin, les types **périsporiés** et **plectascés** qui selon nous sont le résultat d'évolutions régressives (CHADEFAUD, 1960) et qui ne seront étudiés que sommairement dans le présent mémoire.

Concernant les **asques**, sauf exception, les **Ascoloculaires** sont **bituniqués-nassascés** (avec nasse apicale pas toujours distincte); les **Ascohyméniaux** sont **unituniqués-annellascés** (avec anneau apical amyloïde ou chitinoïde, mais pas toujours différencié (cf. CHADEFAUD, 1960, et cf. 2ème partie, fig. 3).

II. – PYRÉNOMYCETES ASCOLOCULAIRES (= NON ASCOTHÉCIENS)

A) DES *DOTHIDEA* AUX MYCOSPHAERELLACÉES :

types A = types **dothidéen** et **mycosphaerellien.**

Ascoloculaires à carpocentres non arbusculaires ou glomérulaires, **sans péri-locule.**

= Pyrénomycètes bituniqués des familles des **Dothidéacées**, **Pringsheimiacés** et **Mycosphaerellacées**, dans lesquelles le carpocentre est réduit à un nodule portant un bouquet d'asques, sans filaments interascaux. Des Dothidéacées aux Mycosphaerellacées, évolution régressive, extrême chez celles-ci.

a) *Dothidea* (fig. 1, A à E)

Gynocarpe encore semblable à celui des *Dothiora*, avec l'aspect d'un petit stroma noir rond et plat, à structure encore nettement palissadique, et comprenant un socle (réceptacle) para-plectenchymateux, plus ou moins distinct, puis

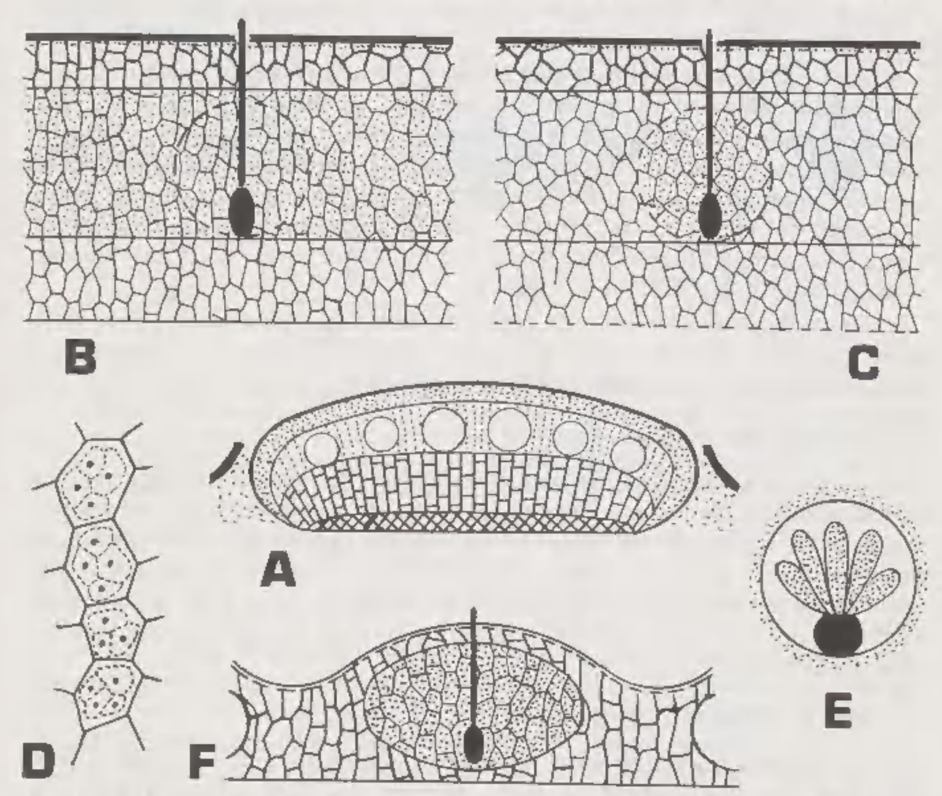


Fig. 1. — Gynocarpes des *Dothidea* (A à E) et du *Pringsheimia sepincola* (F) (schémas, d'après LUTTRELL, 1951 b et PARGUEY-LEDUC, 1966). A. *Dothidea* : ascocarpe. De bas en haut, réceptacle (socle) plectenchymateux; partie basale de l'enveloppe palissadique; couche carpocentrale, avec locules à asques; partie tectale de l'enveloppe; B. *Dothidea tetraspora* : couche carpocentrale avec sporulation (abortive) dans toutes ses cellules; loculocentres autour des ascogones; C. *Dothidea puccinioides (= collecta) : id.*, mais sporulation (abortive) seulement dans les loculocentres, autour des ascogones; D. File de cellules carpocentrales (ou loculocentrales) avec sporulation (abortive) produisant des cellules nourricières; E. Locule à asques : bouquet d'asques sur un petit massif sporophytique; F. *Pringsheimia* : couche carpocentrale réduite à des carpocentres séparés, complètement transformés chacun en un loculocentre (en général, un seul carpocentre par gynocarpe).

trois couches palissadiques qui sont : les couches tectale et basale de l'enveloppe gynocarpique, mélanisées, et entre les deux, la couche carpocentrale hyaline. Filaments palissadiques coalescents, traversant ces trois couches (fig. 1, A).

Dans la couche tectale, formation de petits centres spermogoniaux dont les cellules, par une sporulation endogène (fig. 1, D) produisent et émettent des spores spermatogènes, qui ensuite bourgeonnent les spermaties (probablement non fonctionnelles).

Dans la couche carpocentrale, complexe fertile femelle représenté par des ascogones séparés, isolés ou groupés par deux, uninucléés chez le *D. tetraspora*, et pourvus chacun d'un trichogyne cloisonné transversalement (cf. LUTTRELL, 1951 b, puis PARGUEY-LEDUC, 1966).

Chez le *D. tetraspora*, selon PARGUEY-LEDUC, toutes les cellules de cette couche sont le siège d'une sporulation endogène abortive (fig. 1, B et D), donnant des cellules nourricières au lieu de spores. Autour des ascogones, ces cellules jouent effectivement un rôle nourricier, pour les ascogones eux-mêmes et les appareils sporophytiques qu'ils engendrent. Elles constituent ainsi un centre nourricier qui est un centre loculaire, dont la lyse produit une locule à asques, logeant l'appareil sporophytique et les asques. Cette locule n'est pas entourée d'une périlocule (fig. 1, E).

Chez le *D. puccinioides* (= *D. collecta*), sans doute plus évolué, c'est seulement dans les centres loculaires que, selon LUTTRELL (1951 b), se produit la sporulation abortive donnant les cellules nourricières (fig. 1, C).

b) *Pringsheimia* (fig. 1, F)

Chez ces Champignons, l'évolution régressive ainsi amorcée est poussée plus loin. D'abord, au lieu d'une couche carpocentrale continue, il s'est formé plusieurs carpocentres séparés, logés chacun dans un épaississement du gynocarpe, qui constitue un périthèce. Ensuite, le gynocarpe s'est réduit, de façon à ne plus contenir qu'un seul carpocentre (rarement plusieurs), donc à la fin une seule locule. Selon PARGUEY-LEDUC (1966) celle-ci est tout-à-fait comparable à celle des *Dothidea*.

c) *Mycosphaerella* (fig. 2)

Chez les Mycosphaerellacées, l'évolution régressive a été poussée encore beaucoup plus loin, jusqu'à un point extrême. On peut la décrire ainsi : 1. gynocarpes devenus très petits, de façon à constituer chacun un seul périthèce, uniloculaire; 2. disparition de la couche tectale; réduction de la couche carpocentrale à un système de filaments séparés, portés par la couche basale; 3. redressement des bords de la couche basale, la transformant en une coupe à orifice très étroit, constituant la paroi du périthèce et son ostiole. Dans le périthèce ainsi constitué, les filaments représentant le carpocentre peuvent être aussi bien pendants que dressés; sur le fond, au centre, sont insérés un ou plusieurs ascogones, généralement pourvus de trichogynes (fig. 2, A à C).

Les filaments pendants ne doivent pas être homologués aux pseudo-para-

physes, également pendantes, des Pyrénomycètes ascoloculaires, qui dépendent de la périlocule et non du gynocarpe. Chez le *M. maculiformis*, ils sont nombreux et serrés; leur ensemble rappelle ainsi le tissu carpocentral paraphysoïde des *Dothiora*.

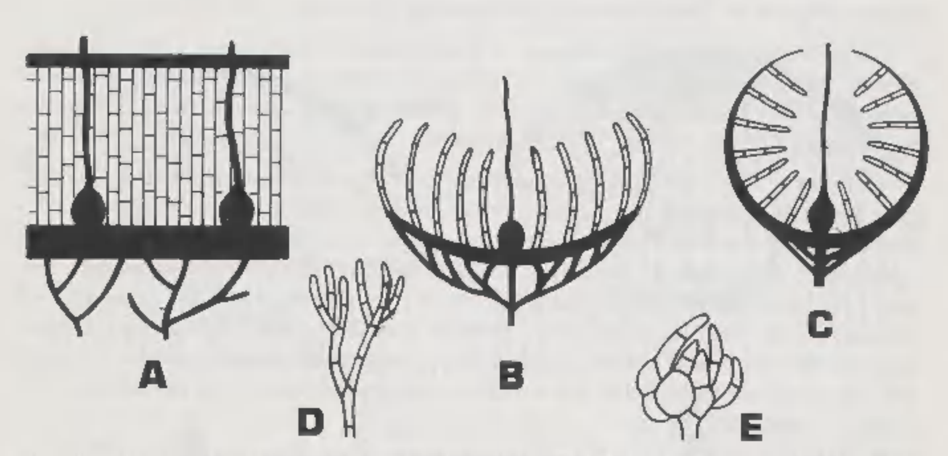


Fig. 2. — Gynocarpes des *Mycosphaerella* (d'après HIGGINS, 1929 et 1936 et BARR, 1958; interprétation personnelle). A à C. Du type *Dothidea* au type *Mycosphaerella* : réduction à un carpocentre unique; suppression de la partie tectale de l'enveloppe; réduction de la palissade carpocentrale à un simple système de filaments séparés; en B : formation arbusculaire (= dendroïde) du gynocarpe; en C : transformation en un périthèce (schéma); D. Primordium arbusculaire (*M. personata*, conidiocarpe; cf. stade B); E. Primordium glomérulaire (*M. bolleana*, gynocarpe).

D'autre part, pour la formation de la paroi périthéciale, c'est-à-dire de la couche basale du gynocarpe, la structure palissadique, primitive, a été remplacée par une structure arbusculaire (= dendroïde), schématisée par la fig. 2, D. Toutefois, cette structure elle-même n'est pas toujours reconnaissable, de sorte que le primordium du périthèce peut être plus ou moins glomérulaire (fig. 2, E).

Chez certaines espèces, à côté des gynocarpes existent des androcarpes, qui sont des spermogonies productrices de spermaties. Chez le *M. tulipiferae*, selon HIGGINS (1936) ils sont organisés comme les gynocarpes, mais leurs filaments carpocentraux sont spermatogènes : leur cellules produisent des spermaties, à peu près comme celles des centres spermogoniaux des *Dothidea* : par un mode endogène il s'y forme des spores spermatogènes, qui ensuite bourgeonnent les spermaties. Celles-ci seraient fonctionnelles chez le *M. tulipiferae*.

La structure arbusculaire des gynocarpes préfigure celle, également arbusculaire, du carpocentre des Pyrénomycètes ascothéciens.

B) DES *DOTHIDELLA* AUX MICROTHYRIACÉES :

types B = types pléosporiens (B1) et astériniens (B2).

Pyrénomycètes ascoloculaires à **carpocentres pourvus d'une périlocule** et, en principe, de **pseudo-paraphyses.**

B1. Types pléosporiens, à tectum gynocarpique non radiaire : ***Dothidella; Botryosphaeria* et *Cucurbitaria; Leptosphaeria* et *Pleospora;* Hystériacées.**

Carpocentres non arbusculaires ni glomérulaires; périlocule à pseudo-paraphyses; enveloppe gynocarpique complète, avec **tectum non radiaire et plancher;** gynocarpe le plus souvent subdivisé en **pyrénosphères uniloculaires**, ou réduits à une telle pyrénosphère, qui est un **périthèce.**

Gynocarpe en principe palissadique, mais diversement modifié ou réduit chez les formes évoluées; - carpocentre entouré ou non d'une **enveloppe carpocentrale**, qui remplace l'enveloppe gynocarpique chez certaines formes évoluées; - périlocule composée d'une **cloche sus-hyméniale** et d'un **ménisque sous-hyménial;** - sommet de la cloche méristématique engendrant, d'une part un appareil ostiolaire (col, ostiole, périphyses), d'autre part des pseudo-paraphyses à développement descendant (donc pendantes); - **asques bituniqués**, à nasse apicale pas toujours distincte, plus ou moins nettement disposés en un hyménium; - pas de vraies paraphyses.

Évolution jalonnée par les genres et espèces suivants, auxquels s'ajoutent les Hystériacées :

a) *Dothidella (= Systrema) ulmi* (fig. 3)

Cette espèce illustre ce qu'a pu être le passage des types A, notamment celui du *Pringsheimia sepincola*, aux types B. En effet : 1. comme chez le *Pringsheimia*, elle a pour gynocarpe un disque stromatique noir et palissadique, contenant des carpocentres séparés. Toutefois, ceux-ci sont plus nombreux; il y en a toujours plusieurs au lieu d'un seul; 2. de chaque carpocentre dérive une locule à asques, mais elle est entourée d'une périlocule, comportant une cloche, d'où pendent des pseudo-paraphyses et un ménisque, portant l'appareil sporophytique et les asques.

Ainsi, si on laisse de côté le nombre des carpocentres, et donc des locules, le *Dothidella* diffère surtout du *Pringsheimia* par la formation de cette périlocule, et des pseudo-paraphyses, qui en dépendent, et c'est par là qu'il est du type B, au lieu du type A.

Dans le détail, chaque carpocentre est constitué, d'abord (fig. 3, A), par un tissu nourricier paraphysoïde (filaments verticaux parallèles), dont la partie périphérique devient la périlocule, tandis que la résorption de la partie centrale donne la locule à asques (id., B).

Une organisation analogue, avec gynocarpe également palissadique, a été décrite par PARGUEY-LEDUC (1966), chez le *Coleroa chaetomium*, le *Stigmatea robertiani* et le *Microthelia fusispora*, espèces chez lesquelles, toutefois,

les gynocarpes, très réduits, renferment chacun un unique carpocentre, puis se renflent pour former un périthèce, contenant la locule dérivée de celui-ci. Chez le *Stigmatea* et le *Coleroa*, ce périthèce est globuleux; il est conique chez le *Microthelia*.

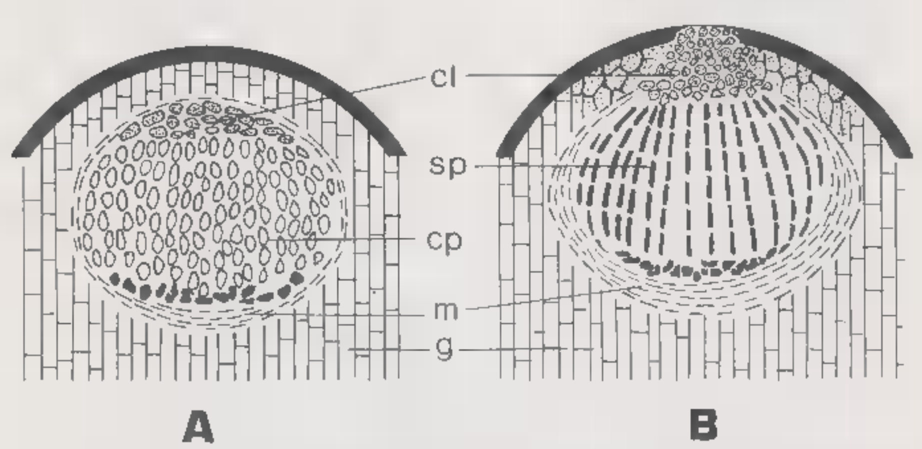


Fig. 3. — Gynocarpes du *Dothidella ulmi* (fig. demi-schématique; d'après PARGUEY-LEDUC, 1966). A. Stade jeune : gynocarpe (g) palissadique; carpocentre (cp) avec enveloppe périloculaire, entourant un loculocentre composé de paraphysoïdes verticaux, à rôle nourricier; cloche tectale (cl) déjà distincte; B. Stade plus âgé : loculocentre résorbé, remplacé par une locule à asques; enveloppe périloculaire avec cloche (cl) et ménisque (m); pseudo-paraphyses (sp) produites par la cloche; appareil sporophytique (en noir) sur le ménisque.

b) Les *Botryosphaeria* et *Cucurbitaria* (fig. 4)

Genres dans lesquels on observe une évolution assez complexe des gynocarpes, qui a abouti à des ascocarpes de types différents, avec cette particularité que cette évolution s'est manifestée, non seulement selon les espèces, mais aussi parfois dans chacune d'elles, alors pourvue d'ascocarpes différents les uns des autres. Cette particularité a beaucoup compliqué la systématique; elle a en effet parfois conduit à considérer comme espèces distinctes des formes qui, en réalité, n'étaient que celles d'une espèce unique : v. à ce sujet PARGUEY-LEDUC, 1966, p. 575-577. Laissant de côté les problèmes taxinomiques ainsi posés, voici les stades principaux de l'évolution des *Botryosphaeria* et *Cucurbitaria*, présentés de la façon suivante :

1. Stade probablement primordial, encore analogue à celui du *Dothidella ulmi* : gynocarpe palissadique noir, contenant des carpocentres séparés; tissu carpocentral composé de cellules nourricières, dérivées de cellules de la palissade

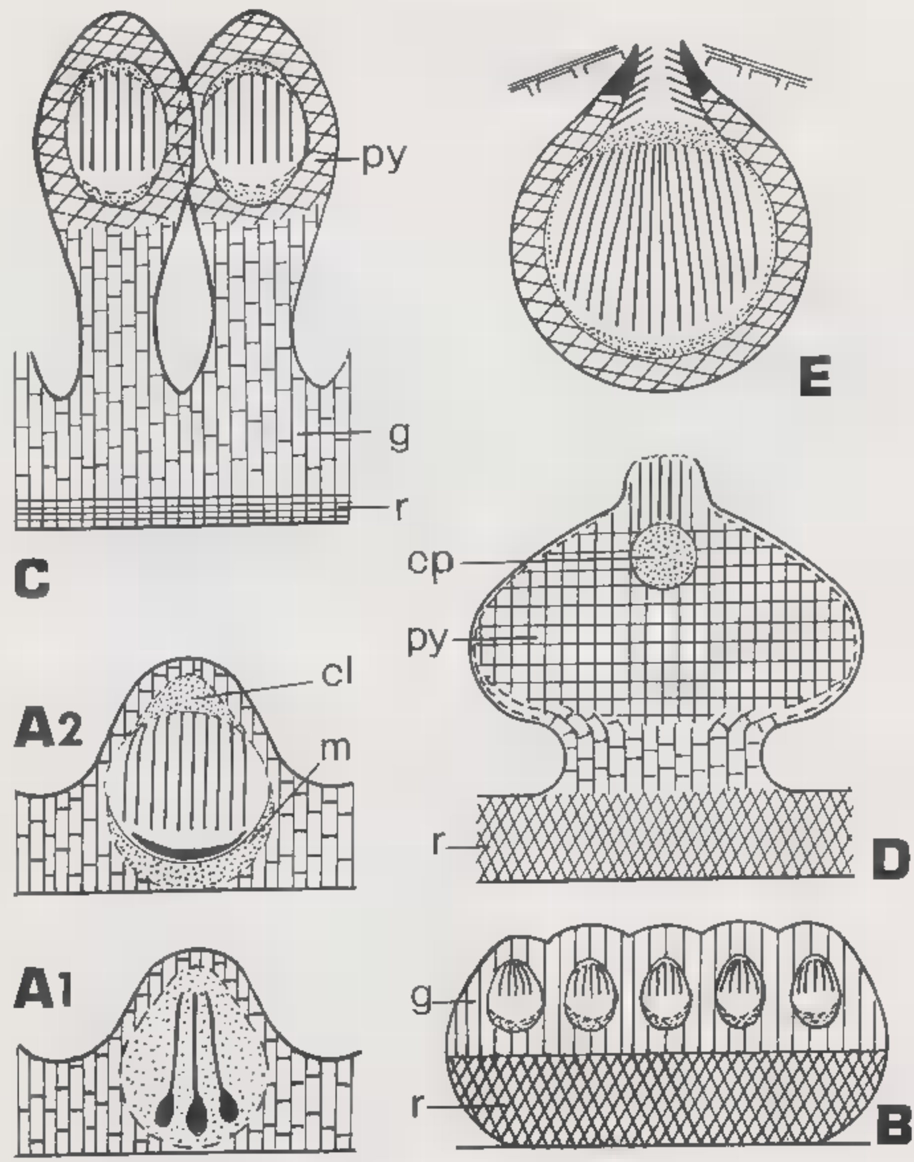


Fig. 4. Gynocarpes des *Botryosphaeria* et *Cucurbitaria*. A. *Botryosphaeria dothidea* : gynocarpe palissadique, carpocentre, ascogones et trichogynes (en A1); locule à asques, cloche (cl) et ménisque (m), pseudo-paraphyses et appareil sporophytique (en noir, en A2) (schémas d'après PARGUEY-LEDUC, 1966); B. *Botryosphaeria melanops* : réceptacle (r) (socle), gynocarpe (g) palissadique, locules à asques (avec périlocules); C. *Botryosphaeria berengeriana* : réceptacle (r) (peu net), gynocarpe (g) palissadique, pyrénosphères (py) pédicellées (schéma, d'après MÜLLER et von ARX, 1950); D. *Cucurbitaria berberidis* : réceptacle (r) et pyrénosphère (py) pédicellée; carpocentre (cp) en formation dans le sommet de la pyrénosphère (schéma, d'après PARGUEY-LEDUC, 1966); E. *Physalospora* : pyrénosphère apostromienne (schéma).

par une «sporulation abortive» (cf. *Dothidea*; ces cellules perdent leur paroi, toutefois elles ne se divisent pas); ensuite, transformation de chaque carpocentre en une locule à asques, avec périlocule typique (cloche, pseudo-paraphyses, et ménisque). Sous le gynocarpe palissadique, pas de réceptacle plectenchymateux.

Ce stade est observable chez le *Botryosphaeria dothidea* (fig. 4, A1 et A2) (cf. PARGUEY-LEDUC, 1966) chez lequel : 1. le gynocarpe est garni de saillies coniques, contenant chacune le sommet d'un carpocentre; 2. des locules pycnidiennes (à spermaties?) sont intercalées entre les locules à asques.

2. Stade semblable au précédent, mais gynocarpe palissadique porté par un réceptacle plectenchymateux; carpocentres, puis locules, dans le gynocarpe. Observable chez le *Botryosphaeria melanops* (fig. 4, B).

3. Comme au stade précédent, gynocarpe palissadique sur un réceptacle (plus ou moins épais), mais en outre subdivisé en colonnes devenant chacune une **pyrénosphère**, soit sessile, soit pédicellée; dans chaque pyrénosphère, un carpocentre, puis une locule à asques. La formation de la pyrénosphère résulte de la croissance en diamètre de la partie sommitale, ou sub-sommitale, de la colonne palissadique; cette croissance y fait disparaître cette structure, qui devient plectenchymateuse. Observable chez :

– le *Botryosphaeria berengeriana* (fig. 4, C), à pyrénosphères assez longuement pédicellées, et parfois plus ou moins coalescentes (MÜLLER et v. ARX, 1950). Leur coalescence ramène, partiellement, au cas du *B. melanops*, chez lequel elles ne sont pas individualisées;

– le *Cucurbitaria berberidis* (fig. 4, D), à pyrénosphères très brièvement pédicellées (PARGUEY-LEDUC, 1966). Sauf au début, le pédicelle n'est presque pas distinct; chaque pyrénosphère prend alors la forme d'une masse globuleuse, mais c'est dans la partie sommitale de cette masse que se forme le carpocentre. Elle représente donc la pyrénosphère proprement dite, à laquelle le pédicelle sous-jacent est incorporé.

4. Enfin, au dernier stade, une évolution régressive ▪ fait disparaître le réceptacle et le gynocarpe palissadique; ne subsistent que les pyrénosphères, globuleuses et non distinctement pédicellées, produites directement par le mycélium. Ce stade est celui :

– du *Cucurbitaria laburni*, à périthèces encore groupés en amas, qui ancestralement ont dû être produits chacun par un gynocarpe palissadique;

– des *Physalospora*, à périthèces épars, aujourd'hui considérés comme des *Botryosphaeria* évolués (*P. affinis, gregaria, betulina, festucae*, etc.) (Fig. 4, E).

En 1960, nous avions donné une nomenclature selon laquelle les *Dothidella*, *Botryosphaeria dothidea* et *B. melanops* auraient été «endostromiens» (carpocentres dans le stroma gynocarpique); - les *B. berengeriana* et *C. berberidis* auraient été «ectostromiens» (carpocentres dans des pyrénosphères portées par le stroma et extérieurs à celui-ci); - et les *Physalospora* «apostromiens» (pyrénosphères sans stroma producteur). A ce dernier stade, l'ascocarpe est un périthèce, au sens usuel.

c) Les *Leptosphaeria* et *Pleospora* (fig. 5 et 6)

Évolution comparable à celle des *Botryosphaeria* et *Cucurbitaria* mais plus poussée, aboutissant, du moins en apparence, au **stade «apostromien»**, et en outre doublée d'une évolution du «primordium» à partir duquel se forme chacune des pyrénosphères (= des périthèces[1]).

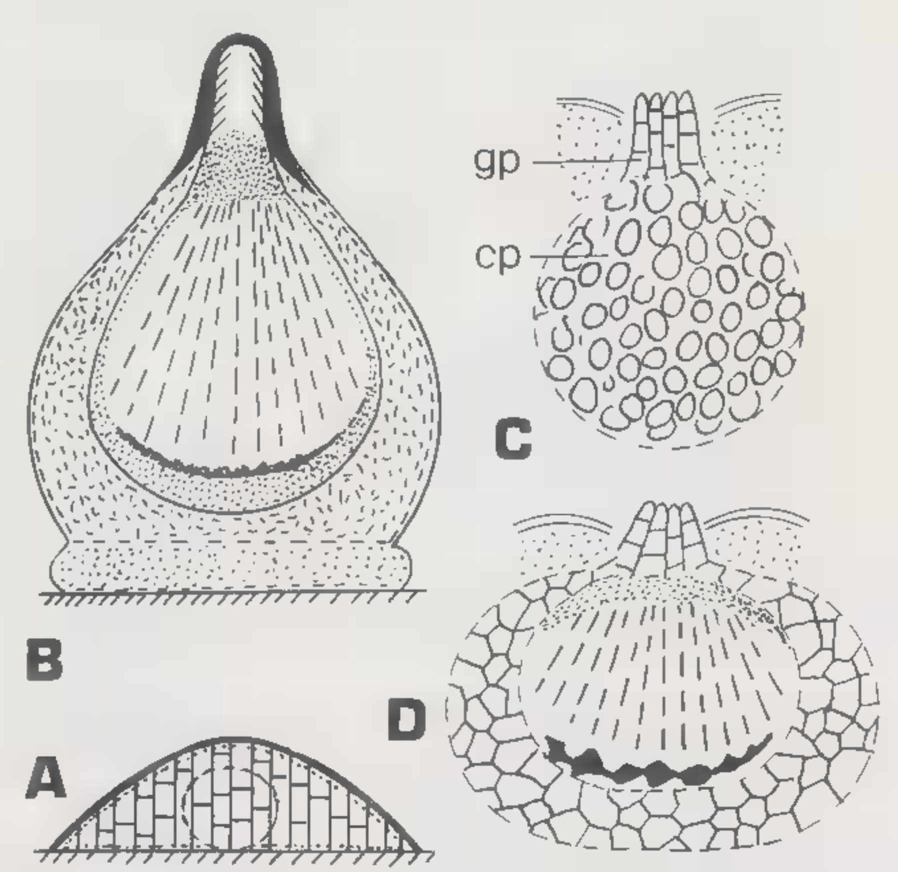


Fig. 5. – Gynocarpes de *Leptosphaeria*. A. *L. sambuci* : gynocarpe palissadique, avec l'emplacement du futur carpocentre; B. *L. acuta* : réceptacle (socle), pyrénosphère, carpocentre avec cloche et pseudo-paraphyses, ménisque ▩ appareil sporophytique (en noir), col avec périphyses; C. *L. rusci* : gynocarpe palissadique (colonne palissadique (gp) se transformant en un carpocentre nu (cp); D. *Id.* : stade plus avancé : carpocentre nu, avec cloche et pseudo-paraphyses, et ménisque transformé en une enveloppe carpocentrale (non gynocarpique); appareil sporophytique en noir.
(schémas d'après PARGUEY-LEDUC, 1960 et 1966).

[1] Les *Pleospora*, et surtout les *Leptosphaeria*, sont polyphylétiques, et on sait que le g. *Leptosphaeria* a été démembré.

1. Pour les **périthèces**, on trouve, en effet :

au départ de l'évolution, chez le *Leptosphaeria sambuci* (selon PARGUEY-LEDUC, 1966) une organisation rappelant le *Botryosphaeria dothidea*, donc aussi le *Dothidella* : petit gynocarpe palissadique contenant un carpocentre, puis une locule à asques avec périculole typique, à pseudo-paraphyses (fig. 5, A).

ensuite, chez le *L. doliolum* (d'après les dessins de MÜLLER, 1950) une organisation comparable à celle du *Cucurbitaria berberidis* : mince réceptacle (= socle) plectenchymateux portant une pyrénosphère palissadique, contenant un carpocentre, puis une locule à asques avec périlocule typique à pseudo-paraphyses. La pyrénosphère est sessile, mais séparée du réceptacle par un sillon circulaire, et sa partie apicale, formant le col du périthèce, perd la structure palissadique pour devenir plectenchymateuse.

Chez le *L. acuta*, dont la structure est analogue (selon PARGUEY-LEDUC, 1966) c'est la totalité de la paroi périthéciale qui est ainsi plectenchymateuse : la structure ancestrale palissadique a disparu (fig. 5, B).

Chez ces deux espèces, au cours du développement, réceptacle et périthèce forment d'abord une masse unique; ils ne deviennent distincts que secondairement.

enfin, chez la plupart des espèces, telles que le *L. appendiculata*, les périthèces sont de même entièrement plectenchymateux, mais le réceptacle demeure tout-à-fait indistinct.

Ce dernier cas est aussi celui des *Pleospora*, ainsi que des *Didymospheria* (selon PARGUEY-LEDUC, 1966) des *Sporormia* (selon MORISSET, 1963), etc. Toutefois, chez le *Pleospora herbarum*, les dessins de PARGUEY-LEDUC (1966) montrent que le carpocentre se différencie dans la région apicale du jeune périthèce globuleux (fig. 6, A). Cela rappelle le *Cucurbitaria berberidis*, et semble montrer que, comparativement à ce dernier, seule cette partie a la valeur d'une pyrénosphère, sous laquelle le reste du périthèce peut représenter son pédicelle et le récaptacle générateur.

2. Chez quelques espèces telles que le *Leptosphaeria rusci*, une surévolution a cependant conduit à des pyrénosphères différentes de celles des *Botryosphaeria* et *Cucurbitaria*, non seulement parce qu'elles naissent directement du mycélium (cf. *Physalospora*), mais en outre parce qu'elles demeurent incomplètes, presque réduites à un carpocentre.

Chez le *L. rusci*, en effet, chacune d'elles est d'abord constituée par un petit faisceau palissadique, sans doute homologue à celui qui forme chacune des pyrénosphères pédicellées du *Botryosphaeria berengeriana*, mais ensuite tout ce faisceau, sauf son sommet, se transforme en un carpocentre. Celui-ci s'entoure d'une enveloppe carpocentrale qui, formée aux dépens de ses cellules périphériques, remplace l'enveloppe des pyrénosphères normales, dépendante du gynocarpe. Ensuite il devient un carpocentre normal, et à pseudo-paraphyses (fig. 5, C et D).

Une évolution régressive analogue, mais moins radicale, s'est produite chez le *Leptosphaeria michotii*, et aussi chez le *Venturia myrtilli*, espèces étudiées

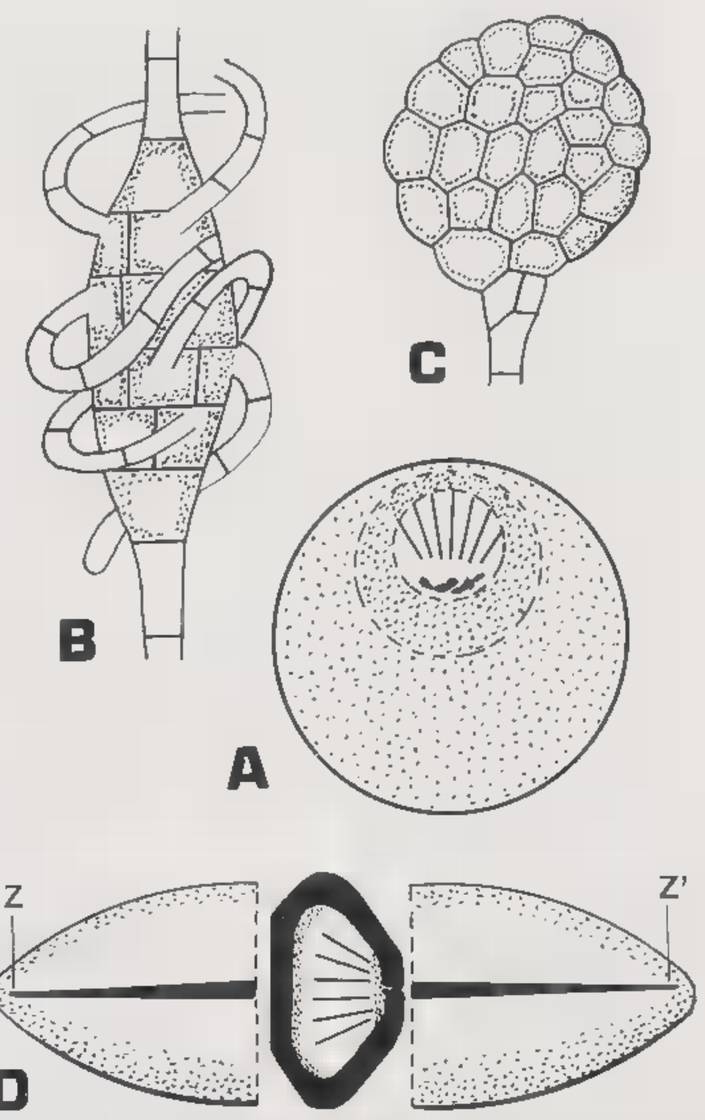


Fig. 6. — Gynocarpe (A), primordiums (B et C) et pyrénosphère hystérioïde (D). A. *Pleospora herbarum* : gynocarpe avec carpocentre dans sa partie supérieure (cf. *Cucurbitaria berberidis* (fig. 4, D); carpocentre avec cloche et pseudo-paraphyses, ménisque et appareil sporophytique (en noir) (schéma d'après PARGUEY-LEDUC, 1966); B. Primordium avec axe fusiforme et glomérule de filaments latéraux (schéma); C. Primordium réduit à un axe globuleux (*Leptosphaeria typhae*); D. Hystériacée : pyrénosphère vue de face, avec zones d'accroissement en longueur (z et z') et fente de déhiscence; coupe de cette pyrénosphère, avec cloche, pseudo-paraphyses et ménisque (schéma d'après LUTTRELL, 1953).

par PARGUEY-LEDUC (1966).

3. En ce qui concerne le **primordium des périthèces**, au cours de l'évolution, le gynocarpe palissadique primitif a été remplacé par une formation «stromato-glomérulaire». Cela rappelle le cas des *Mycosphaerella* (v. fig. 2), mais le mécanisme évolutif semble avoir été différent. Il ne peut d'ailleurs guère être qu'imaginé; faute de mieux, il semble pouvoir être présenté ainsi (fig. 6) : un tronçon d'une hyphe, qui peut en être l'extrémité, se renfle et, par des bipartitions de ses cellules, se transforme en un axe parenchymateux, fusiforme ou globuleux; de cet axe naissent des filaments latéraux, qui l'enveloppent en se pelotonnant; on obtient ainsi un primordium à axe parenchymateux et enveloppe glomérulaire (fig. 6, B).

On peut penser qu'axe et filaments latéraux forment l'équivalent d'un appareil arbusculaire, rappelant un peu celui des *Mycosphaerella* (cf. fig. 2). Mais on peut aussi remarquer que l'axe parenchymateux rappelle les macroconidies cloisonnées «en mur» (= dictyospores) de divers *Imperfecti : Alternaria, Macrosporium*, *Peyronellaea*, etc.; les filaments latéraux seraient alors comparables à des filaments germinatifs. Quoi qu'il en soit, il est assez probable que, fondamentalement, de l'axe dérivait le carpocentre de la pyrénosphère, tandis que le peloton recouvrant (grossi ou non d'hyphes végétatives) en donnait l'enveloppe. Mais en fait, selon les espèces, il y a eu des variantes, savoir : 1. axe et peloton tous les deux normalement développés, ce qui est le cas sans doute fondamental (*L. michotii L. appendiculata*); 2. axe seul présent, dont la partie interne donne le carpocentre, tandis que la partie externe forme la paroi de la pyrénosphère : *L. typhae* (fig. 6, C), *Pleospora herbarum*, *Sporormia leporina*; 3. axe indistinct, peloton seul nettement présent, dont la partie interne donne le carpocentre et la partie externe l'enveloppe (*L. typharum*, *L. acuta*, ...).

On remarquera que dans le cas fondamental (1) l'enveloppe est encore gynocarpique, tandis que dans le cas sans peloton (2) c'est en réalité une enveloppe carpocentrale, formée par la partie externe du carpocentre dérivé de l'axe. Quant au troisième cas, on en retrouvera un équivalent chez les Pyrénomycètes ascohyméniaux (= Pyrénomycètes ascothéciens).

d) Les Hystériacées, à lirelles

Chez elles aussi, le gynocarpe se réduit à une pyrénosphère, sans pédicelle ni stroma palissadique générateur, mais cette pyrénosphère s'accroît selon un de ses diamètres, par le jeu de zones d'accroissement situées aux extrémités de celui-ci. Elle devient ainsi une **lirelle**, de forme elliptique allongée, dont la déhiscence s'effectue par une fente, située le long du grand axe de l'ellipse (fig. 6, D). Là encore, du carpocentre dérive une locule à asques avec périlocule comprenant une cloche, des pseudo-paraphyses et un ménisque (LUTTRELL, 1953).

On notera ici que la morphologie elliptique, avec fente de déhiscence, due à deux zones d'accroissement diamétralement opposées, se retrouve dans d'autres groupes, par le fait d'une évolution convergente; Pléosporacées du genre *Rhopographus*; Hypodermales des genres *Hypoderma*, *Lophodermium* et *Clithris*;

Pyrénolichens du genre *Opegrapha*; Discolichens du genre *Graphis*, etc. Chez ceux-ci, les ascocarpes (= lirelles) peuvent être ramifiés, par suite du fonctionnement de plusieurs zones de croissance sur leurs bords.

B2. Type astérinien, à tectum gynocarpique pourvu d'une structure radiaire (fig. 7, A).

Ce type est réalisé d'une façon imparfaite chez les **Stigmatéacées** (genre *Stigmatea*), plus parfaite chez les **Microthyriacées** (genres *Parmularia*, *Microthyrium*, etc...) qui sont toutes épiphytes ou parasites de végétaux.

Enveloppe gynocarpique à tectum radiaire noir, encore pourvue d'un plancher chez les Stigmatéacées, mais non chez les Microthyriacées; périlocule composée, comme dans le type B1, d'une cloche sus-hyméniale génératrice de pseudo-paraphyses et d'un ménisque sous-hyménial, mais celui-ci existe seulement chez les Stigmatéacées, non chez les Microthyriacées; pas de paraphyses vraies; asques bituniqués.

Parenté possible (?) avec le type B1, suggérée par :

1. Certains *Leptosphaeria*, par ex. *L. acuta*, dont l'enveloppe gynocarpique (paroi des périthèces) comporte une couche externe noire, à structure radiaire, préfigurant peut-être (?) le tectum radiaire du type astérinien;

2. Les *Leptosphaeria rusci* et *michotii* et le *Venturia myrtilli*, chez lesquels cette enveloppe se réduit, au cours du développement, à son tectum (très réduit) et n'a donc plus de plancher, comme celle des Microthyriacées (cf. fig. 5, C et D).

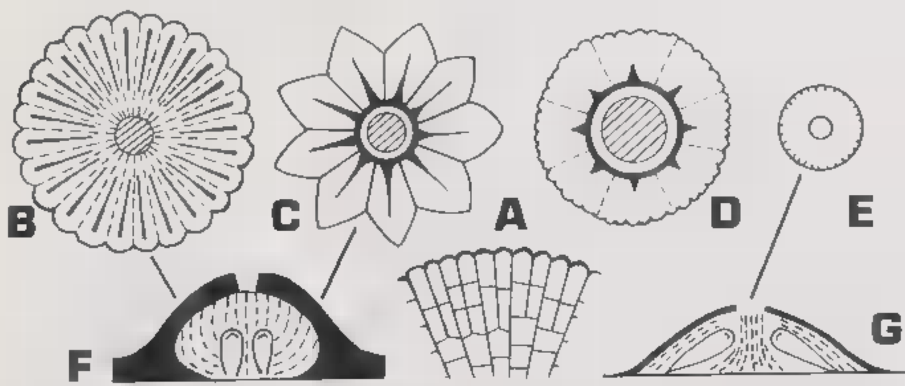


Fig. 7. – Pyrénocarpes du type astérinien (I) : A. Portion d'un tectum radiaire; B à E. Évolution du *Parmularia styracis* (B) au *Parmulina asterophora* (C), puis au *Cycloschizon alixiae* (D), enfin au *Microthyrium microscopicum* ou au *Myiocopron smilacis* (E); F. Évolution par condensation à partir du type pluriloculaire ancestral : coupe transversale d'une locule de *Parmularia* ou de *Parmulina* (schéma); G. Coupe d'un *Microthyrium* ou d'un *Myiocopron*.

Évolution chez les Microthyriacées, épiphytes sur des plantes le plus souvent des régions humides, tropicales ou parfois montagnardes (cf. ARNAUD, 1918 et 1931, et CHADEFAUD, 1960) :

a) *Parmularia, Parmulina, Cycloschizon, Microthyrium* et *Myiocopron* (fig. 7)

Gynocarpes discoïdes, engendrés par un mycélium interne, mais externes par rapport à l'hôte, et en principe pluriloculaires, constitués par une columelle centrale, qu'entoure un cycle de carpocentres, puis de locules à asques, allongés radialement. Marge du gynocarpe en principe lobée (un lobe par carpocentre); locules sans appareil ostiolaire, s'ouvrant chacune par une fente radiale (fig. 7).

Cette structure est typiquement réalisée chez le *Parmularia styracis* (fig. 7, B). Chez le *Parmulina asterophora*, les extrémités proximales des locules sont réunies en un anneau entourant la columelle (id., C). Chez le *Cycloschizon alixiae* ne subsiste que cet anneau (id., D). Chez le *Microthyrium microscopicum* et le *Myocopron smilacis*, il n'y a plus de columelle : la locule annulaire est donc transformée en une locule ronde, unique, s'ouvrant par un pore arrondi (id., E). Il y a ainsi condensation d'une structure pluriloculaire radiaire en une structure uniloculaire.

Chez le *Parmularia*, le *Parmulina* et le *Cycloschizon*, dans les locules, les asques sont dressés; chez le *Microthyrium* et le *Myiocopron*, ils sont couchés, leurs sommets dirigés vers le centre du gynocarpe, et dans celui-ci la columelle est remplacée par un faisceau de pseudo-paraphyses (fig. 7, F et G). Chez le *Microthyrium* au mycélium interne s'ajoute un mycélium externe.

b) *Rhipidocarpon, Balansina, Lembosia, Aulographum* (fig. 8)

Au lieu d'une condensation de la structure pluriloculaire radiaire en une structure uniloculaire, il y a chez ces genres une subdivision du gynocarpe pluriloculaire en pyrénosphères uniloculaires allongées, s'ouvrant par une fente longitudinale, à la façon des lirelles des Hystériacées. De plus, il y a addition, puis substitution d'un mycélium externe au mycélium interne, et dès lors les pyrénosphères lirelliformes sont engendrées par le mycélium externe, **sous celui-ci**. Il y a là une adaptation probable aux climats humides.

Chez le *Rhipidocarpon javanicum* (fig. 8, A), la structure discoïde pluriloculaire ancestrale est encore très reconnaissable, mais le disque gynocarpique radiaire est subdivisé en secteurs séparés. Ces secteurs sont engendrés par un stroma interne qui, produit par le mycélium interne, équivaut peut-être (?) au réceptacle d'espèces du type B1, telles que les *Botryosphaeria melanops* et *berengeriana* (cf. fig. 4). Pas de mycélium externe.

Chez le *Balansina dothidea*, le gynocarpe discoïde est subdivisé en pyrénosphère lirelliformes, encore disposées en un cycle radiaire (fig. 8, B). Chez le *Lembosia rubiacearum*, elles sont encore groupées, mais disposées sans ordre (id., C). Chez d'*Aulographum hederae* des feuilles mortes du Lierre, elles sont dispersées (id., D).

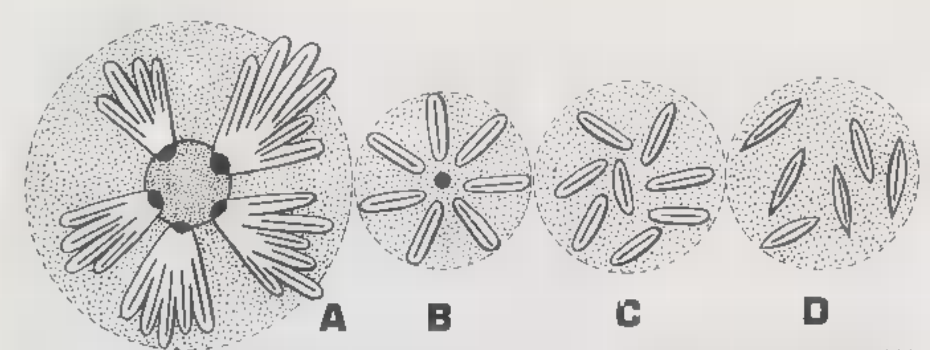


Fig. 8. – Pyrénocarpes du type astérinien (II). Évolution du *Rhipidocarpon javanicum* (A) au *Balansina dothidea* (B), puis au *Lembosia rubiacearum* (C) et à l'*Aulographum hederae* (D). Évolution par dislocation et dispersion du type pluriloculaire ancestral.

c) Types plus ou moins voisins du type B2.

Dans le type *Elsinoe*, il n'y a pas de locules dans le gynocarpe : les asques se développent directement dans le tissu gynocarpique (*Atichia*, *Elsinoe*, *Myriangium* ...) ce qui peut être l'indice d'un type primitif, à rapprocher de celui des *Dothiora*, ou au contraire le résultat d'une évolution régressive très poussée. D'autre part, selon JANEX-FAVRE (1970), **on pourrait rapprocher des Microthyriacées les Champignons des Lichens Verrucariens** du genre *Arthopyrenia*, car chez l'*A. fallax* : 1. chaque périthèce (= pyrénosphère) se développe à partir d'un gynocarpe discoïde, lenticulaire (mais sans tectum radiaire); 2. ce gynocarpe n'a pas de plancher, et le carpocentre, puis la locule à asques, n'ont pas de ménisque sous-hyménial; 3. dans la locule, les asques sont disposés en un cycle, et ils sont bituniqués. Toutefois, le périthèce des Verrucariens a une structure particulière, avec manchon pleural sans doute parathécioïde, ce qui en fait un discocarpe sub-parathécien périthécioïde, à rapprocher des discocarpes parathéciens typiques des Lichens lécanoriens (cf. 2ème partie, fig. 17).

III. – PYRÉNOMYCETES ASCOHYMÉNIAUX (= PARA-ASCOTHÉCIENS ET ASCOTHÉCIENS)

Ces Pyrénomycètes sont caractérisés (PARGUEY-LEDUC et JANEX-FAVRE, 1981) par :

1. **l'existence d'une ascothécie** (fig. 9, A) , enveloppe particulière, d'origine carpocentrale, dans laquelle sont situés l'appareil sporophytique et les asques (cf. CHADEFAUD, 1960)*. Cette ascothécie peut être elle-même, soit logée

* Cette ascothécie est l'équivalent de ce que MOREAU (1953) nomme lagynie.

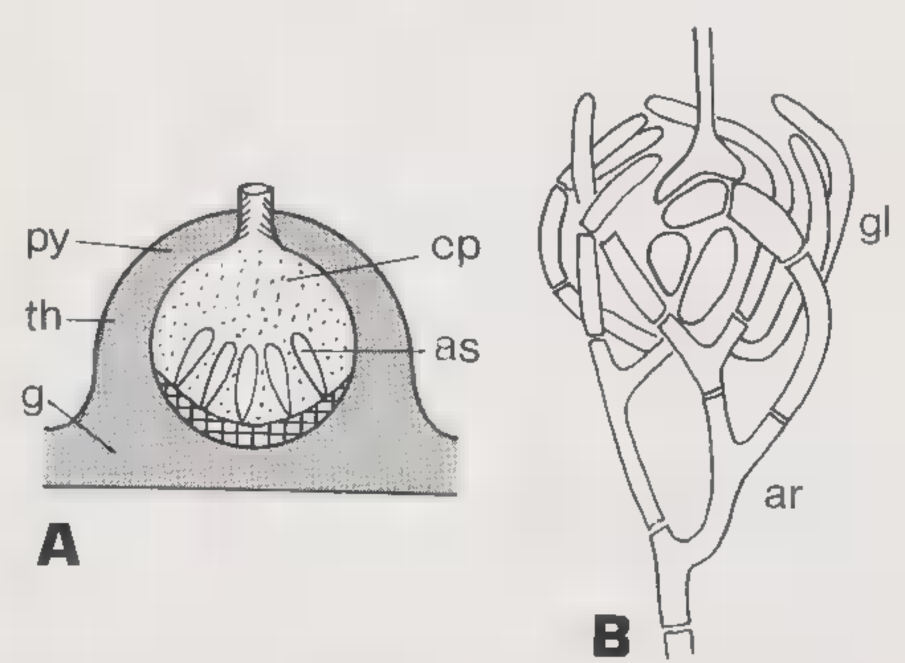


Fig. 9. – Organisation des pyrénocarpes ascothéciens. A. Pyrénocarpe adulte : g, gynocarpe; py, pyrénosphère; th, ascothécie; cp, carpocentre (en voie de résorption); as, asques, sur le plancher (= ménisque) de la périlocule; B. Ébauche arbusculo-glomérulaire d'une ascothécie du *Thielavia terricola* : ar, partie arbusculaire; gl, partie glomérulaire contenant l'appareil ascogonial.

dans le **gynocarpe**, lui-même parfois réduit à des pyrénosphères, soit nue sur le mycélium, le gynocarpe faisant défaut. En raison de son origine carpocentrale, elle est comparable à l'«enveloppe carpocentrale» de certains des Ascoloculaires. Elle n'est pas encore typique chez les **Para-Ascothéciens**; elle l'est, au contraire, mais avec des variantes, chez les **Ascothéciens** proprement dits, ou **Sphaeriacéens**.

2. **L'origine du carpocentre à partir d'une formation arbusculo-glomérulaire** qui, développée dans un gynocarpe, ou à nu sur le mycélium, comprend (fig. 9, B) un filament axial et des rameaux latéraux nés sur le flanc de celui-ci. Le filament axial est le pédicelle d'un appareil ascogonial : ascogone et son trichogyne. Les filaments latéraux du bas sont des **filaments recouvrants** : de leur ensemble dérive la paroi de l'ascothécie (qui peut être grossie de filaments mycéliens). Les filaments latéraux du sommet s'enroulent pour former un **glomérule**, qui entoure l'appareil ascogonial et représente le carpocentre proprement dit. Mais il y a des variantes : selon les groupes, il y a prédominance, soit des filaments recouvrants, soit du glomérule, lequel peut même seul exister.

A propos des Pézizéens operculés on a vu (cf. 2ème partie, fig. 22, C et 23)

que **cette structure arbusculo-glomérulaire est déjà réalisée chez ces Discomycètes, auxquels les Sphaeriacéens sont probablement apparentés.** Chez un Operculé comme l'*Anthracobia nitida*, on trouve en effet un filament axial, qui est le pédicelle de l'appareil ascogonial, et des filaments latéraux, dont ceux du bas sont des filaments recouvrants, tandis que ceux du haut forment un carpocentre, garni d'un appareil parathécial (cf. 2ème partie, fig. 22, C), donc approximativement le même schéma que chez les Pyrénomycètes ascothéciens.

D'autre part, **la comparaison des Ascothéciens avec les Ascoloculaires** conduit à noter que, chez ceux-ci, il y a d'abord formation de l'ébauche périthéciale, avec son carpocentre, puis de l'appareil ascogonial dans ce dernier, tandis que chez les Ascothéciens l'ordre est inverse : d'abord l'appareil ascogonial avec son pédicelle (= filament axial), ensuite l'ascothécie et le carpocentre, formé par les filaments latéraux nés du pédicelle ascogonial. Cependant, chez les premiers Ascoloculaires, tels les *Dothidea*, les ascogones se forment aussi avant les carpocentres, différenciés ensuite autour d'eux (cf. fig. 1).

Quant aux **asques**, ils sont unituniqués et, sauf chez les *Bertia*, pourvus d'un **pendentif annulaire**, dans lequel peut se différencier un **anneau**, chitinoïde ou amyloïde, et auquel peut être suspendu, chez les Sphaeriacéens, un **tractus apical**. Ce tractus est, lui aussi, l'indice d'une parenté possible des Sphaeriacéens avec les Pézizéens Operculés.

Enfin, concernant **l'origine phylogénétique possible du type ascothécien**, on notera que : - 1. elle a dû être polyphylétique : ainsi, notamment par leurs asques, les *Bertia* sont si différents des autres qu'ils doivent appartenir à un phylum différent; - 2. que d'après l'ontogénie des mêmes *Bertia*, et de Nectriales, il se peut qu'au cours de l'évolution ce type se soit substitué à un type ascoloculaire ancestral.

Nous distinguerons : 1. les **Para-Ascothéciens non nectrioïdes** (g. *Bertia*); 2. les **Para-Ascothéciens nectrioïdes** (Nectriales); 3. les **Ascothéciens typiques ou Sphaeriacéens**.

A) PARA-ASCOTHÉCIENS NON NECTRIOIDES : le *Bertia moriformis*

Classée parmi les Coronophorales*, cette espèce a été étudiée par LUC (1952), puis PARGUEY-LEDUC (1967 a). Selon les dessins de celle-ci (fig. 10) : - 1. ses périthèces sont des pyrénosphères, composées d'abord d'une enveloppe gynocarpique palissadique, à cortex noir, et d'un petit carpocentre primaire, comparable aux carpocentres des Ascoloculaires; - 2. ensuite, ils sont le siège du développement d'une ébauche d'ascothécie, nettement arbusculaire, qui fait disparaître le carpocentre primaire; - 3. finalement, de cette ébauche dérive une ascothécie pourvue d'une paroi et d'un appareil ostiolaire avec périphyses,

* Mais les périthèces du *Coronophora gregaria* sont d'un type différent (cf. PARGUEY-LEDUC, 1967 a).

et contenant, de haut en bas, un carpocentre formé de cellules nourricières (carpocentre secondaire), rapidement résorbées, un appareil sporophytique garni d'asques et un ménisque sous-hyménial. Ni pseudo-paraphyses ni paraphyses.

Les asques sont d'un type particulier (cf. CHADEFAUD, 1960). La substitution d'une ascothécie au carpocentre primaire suggère une origine phylogénétique à partir d'un type ascoloculaire ancestral. Parallèlement, les asques sont d'abord bituniqués, comme ceux des Ascoloculaires, puis deviennent unituniqués comme ceux des Ascothéciens.

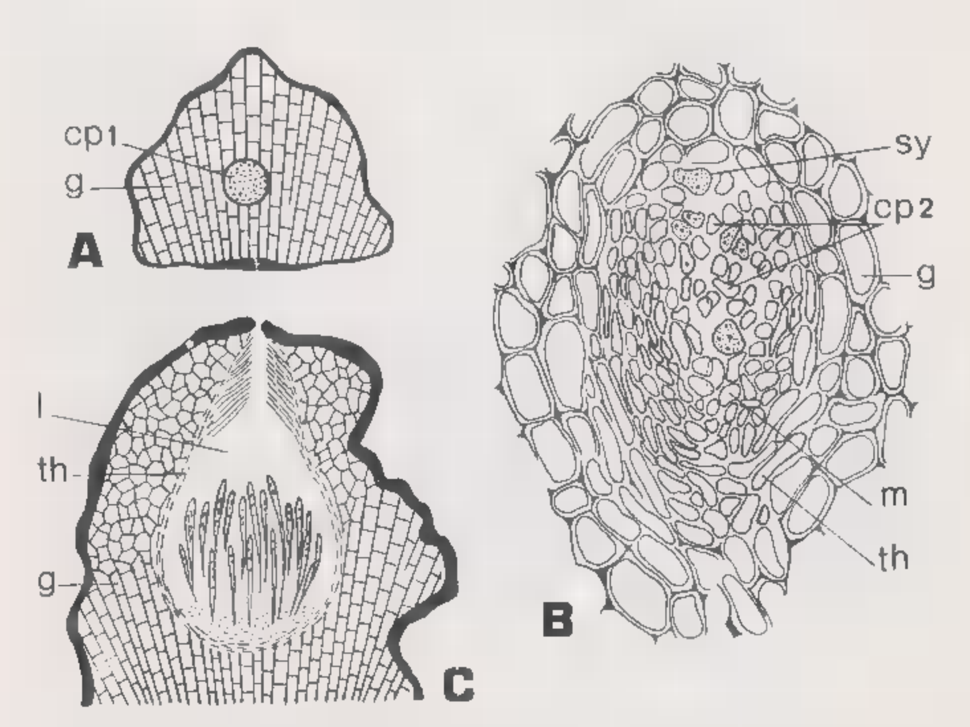


Fig. 10. — Pyrénocarpe para-ascothécien non nectrioïde du *Bertia moriformis*. A. Gynocarpe stromatoïde palissadique uniloculaire g, avec carpocentre primaire cp1; B. Jeune ascothécie, dérivée d'un appareil arbusculaire et comprenant (de bas en haut) : sa paroi (th); le plancher (ménisque m) de la périlocule d'un carpocentre secondaire (cp2); un jeune appareil sporophytique (sy), au stade pro-sporophytique, le tout inclus dans le gynocarpe (g); C. Pyrénocarpe (= périthèce) adulte : gynocarpe (g), paroi de l'ascothécie (th), avec au sommet appareil ostiolaire et périphyses; locule (l) contenant les asques insérés sur le plancher (ménisque) de la périlocule, servant de sous-hyménium (schémas d'après PARGUEY-LEDUC, 1966).

B) PARA-ASCOTHÉCIENS NECTRIOIDES : les Nectriales.

Les périthèces nectrioïdes sont charnus et de couleur claire. On en trouve non seulement chez les Nectriales, mais aussi dans des groupes très différents :

Pléosporales nectrioïdes (telles les *Letendrea*), Polystigmales, Hyponectriales, Clavicipitales. Les Nectriales vraies sont les *Nectria*, *Gibberella*, *Hypomyces*, etc. Elles ont été étudiées par PARGUEY-LEDUC (1967 a). Chez le *Nectria cinnabarina*, par exemple, on trouve (fig. 11) : 1. un gynocarpe stromatoïde, demi-sphérique et érumpent, formé d'une couche palissadique entre un plancher et un tectum plectenchymateux; sa surface porte une couche de filaments conidiogènes: 2. sous le tectum, les ébauches de plusieurs ascothécies, qui ensuite

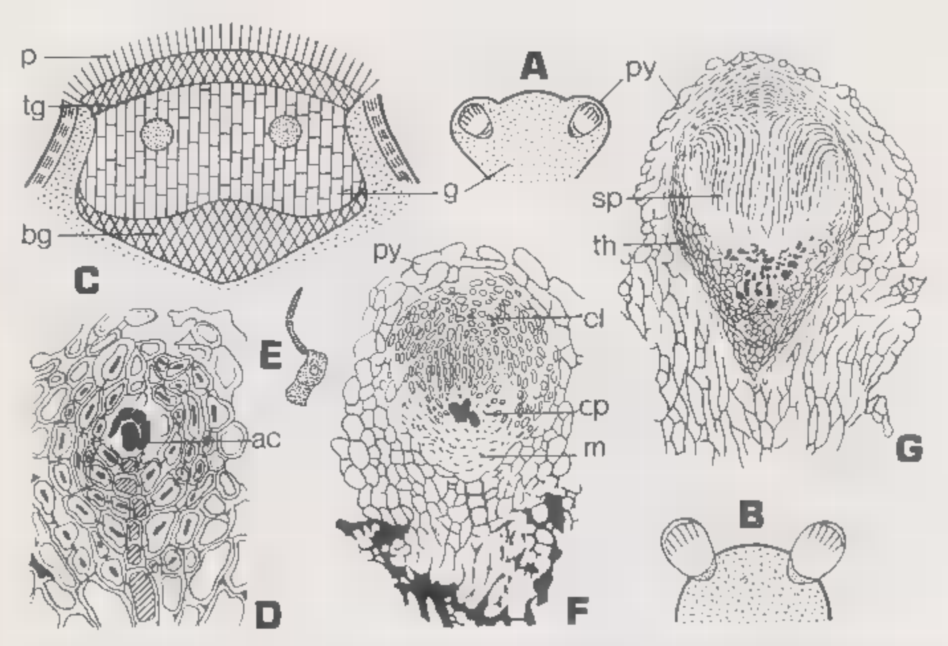


Fig. 11. – Pyrénocarpes para-ascothéciens des Nectriales. A. *Nectria cinnabarina* : g, gynocarpe stromatoïde; py, pyrénosphères contenant chacune une ascothécie; B. *N. coccinea* : ascothécies, sortant du gynocarpe, au lieu de se loger dans des pyrénosphères; C. *N. cinnabarina*: g, gynocarpe stromatoïde palissadique, avec base bg, tectum tg, palissade de filaments conidiogènes (p) sur le tectum et ébauches d'ascothécies sous-celui-ci; D. *N. coccinea* : ébauche arbusculaire d'un carpocentre, avec appareil ascogonial ac au sommet de son axe; E. *N. cinnabarina* : ascogone et son trichogyne; F. *id.* : carpocentre cp, avec son plafond (= cloche cl) produisant des pseudo-paraphyses et son plancher (= ménisque m) portant l'appareil sporophytique (en noir); py, pyrénosphère; G. *Id.* : jeune ascothécie, avec sa paroi (th); sp : pseudo-paraphyses (dessins ou schémas d'après STRIKMANN et CHADEFAUD, 1961 et PARGUEY-LEDUC, 1967 b).

se logent dans des excroissances du cortex, constituant chacune une pyrénosphère; 3. dans chaque ébauche d'ascothécie, une formation arbusculaire, avec filament axial et rameaux latéraux, et au sommet du filament axial un

appareil ascogonial (mais en fait cette formation est surtout très nette chez le *Nectria coccinea*); 4. autour de l'appareil ascogonial, la transformation du sommet de la formation arbusculaire en un carpocentre nourricier (carpocentre secondaire, par comparaison avec le *Bertia*; lui aussi est surtout net chez le *N. coccinea*); et en même temps celle des autres rameaux en une paroi ascothéciale; 5. à la fin, aux dépens de cette paroi, la différenciation d'un ménisque sous-hyménial et d'une cloche sus-hyméniale, comparables à ceux des Ascoloculaires. La cloche produit l'appareil ostiolaire, avec ses périphyses, et des pseudo-paraphyses; le ménisque devient pointu vers le bas.

L'ascothécie a donc encore des caractères comparables à ceux de la périlocule entourant le carpocentre des Ascoloculaires, et cela suggère une évolution à partir d'un type ascoloculaire ancestral, à la façon de ce qui paraît probable pour le *Bertia*. Comme celui ci, les Nectriales ne sont donc que des **Para-Ascothéciens**, encore proches des Ascoloculaires.

L'ontogénie du *Gibberella pulicaris* est analogue; chez le *Nectria coccinea*, au lieu de se loger dans des pyrénosphères engendrées par le gynocarpe stromatoïde, les ascothécies sortent de celui-ci, en traversant son cortex; chez les *Hypocrea*, elles demeurent incluses dans ce gynocarpe; enfin, chez le *Nectria episphaeria*, ce gynocarpe stromatoïde fait défaut, et elles sont produites directement par le mycélium.

D'autre part, l'ébauche des ascothécies n'est pas toujours arbusculaire, et elle peut rappeler celle observable chez des Sphaeriacéens: elle est hélicoïdale chez l'*Hypomyces aurantius*, ce qui rappelle les Sordariales (et ne doit pas être prise pour le filament ascogonial proprement dit); elle est purement glomérulaire chez le *Nectria episphaeria*, ce qui rappelle les Xylariales. Il doit donc y avoir eu un certain parallélisme évolutif entre les Nectriales et les Sphaeriacéens.

Quant aux asques, ils sont du type unituniqué annellascé, à anneau chitinoïde, comme chez les Sordariales, mais l'anneau apical n'est pas toujours bien différencié, il peut faire défaut, et l'anneau du *Nectriella rousseliana* est en partie amyloïde, ce qui rappelle les Xylariales. Il n'y a pas de tractus apical.

C) ASCOTHÉCIENS TYPIQUES OU SPHAERIACÉENS

Diaporthales et Sordariales, à anneau apical chitinoïde (comme chez les Nectriales); Diatrypales et Xylariales, à anneau amyloïde. Dans ces quatre ordres, certaines espèces ont, dans leurs asques, un tractus apical semblable à celui des Ostropales et des Pézizéens operculés (v. 2ème partie, fig. 19).

a) Le **gynocarpe** de ces Pyrénomycètes est, en principe, stromatoïde (= ascostroma), palissadique et pourvu d'un cortex noir, sous lequel se forment les ascothécies, mais une évolution, observable dans tous les groupes, a conduit à sa réduction à une pyrénosphère, puis à sa suppression, les ascothécies étant alors produites directement par le mycélium. Une pareille évolution s'est produite aussi, comme on l'a vu, dans les autres groupes de Pyrénomycètes. Elle est illustrée par les exemples suivants (fig. 12 à 15).

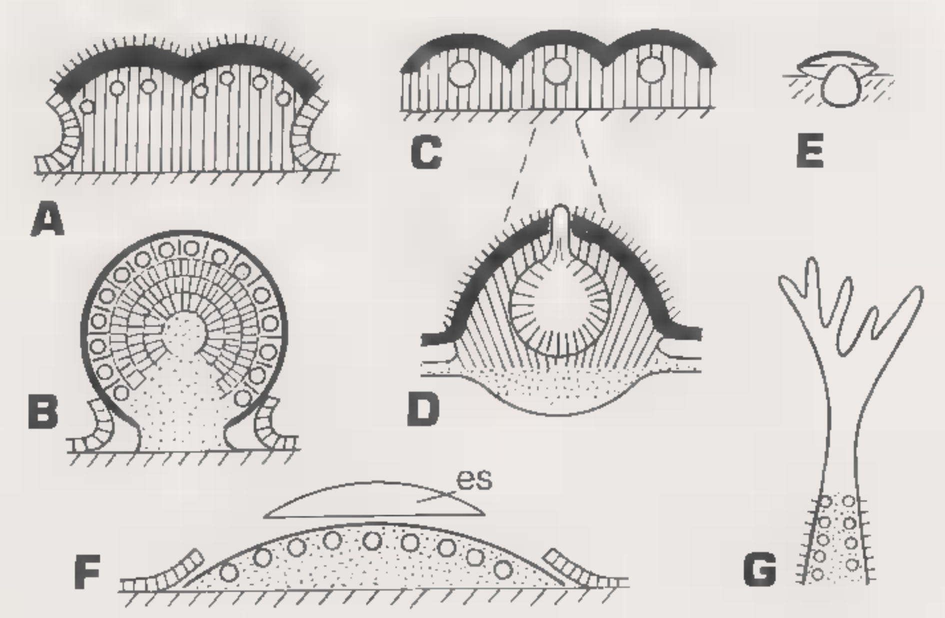


Fig. 12. – Gynocarpes des Xylariales. A. *Hypoxylon howeianum* : gynocarpe stromatoïde érumpent et palissadique, à tectum garni de filaments conidiogènes, et contenant des ébauches d'ascothécies sous son cortex; B. *H. fuscum* : gynocarpe globuleux, formé de couches concentriques palissadiques; C. *H. serpens* : gynocarpe aplati et verruqueux, avec une ascothécie dans chaque verrue; D. *Rosellinia aquila* : gynocarpe réduit à l'un des éléments verruqueux de l'*H. serpens*; structure palissadique nette entre sa base et son tectum, celui-ci garni de filaments conidiogènes; E. *Hypocopra* sp. : gynocarpe analogue, mais réduit à son tectum; F. *Nummularia bulliardi* : gynocarpe aplati, sous un ectostroma caduc (es); G. *Xylaria hypoxylon* : gynocarpe dressé, pédicellé, à sommet conidiogène ramifié et caduc, homologue à l'ectostroma du *Nummularia*.

1. Xylariales.

Chez l'*Hypoxylon howeianum* (fig. 12, A), gynocarpe encore nettement palissadique, à ascothécies nombreuses, avec tectum garni, au début, d'une couche de filaments conidiogènes dressés; - chez l'*H. fuscum* (id., B), gynocarpe globuleux, formé de couches palissadiques concentriques; - chez l'*H. serpens* (id., C), gynocarpe aplati, mais verruqueux, avec une ascothécie dans chaque verrue; - chez les *Rosellinia* (id., D), gynocarpe réduit à une pyrénosphère qui équivaut à l'une des verrues de l'*H. serpens**; tectum garni de filaments conidiogènes, puis couche palissadique contenant l'ascothécie et base épaisse non palissadique; - chez les *Hypocopra* (id., E), pyrénosphère réduite à son tectum; - chez les *Nummularia* (id., F), gynocarpe aplati, à ascothécies nombreuses, disposées en une seule couche; il est développé sous un «ectostroma»

* On pourrait dire : gynocarpe subdivisé en pyrénosphères séparées.

conidiogène (non figuré); - chez les *Xylaria* (id., G) au contraire, il est dressé et pédonculé, à ascothécies multiples, avec chez le *X. hypoxylon* un «ectostroma» conidiogène ramifié, qui tombe quand les ascothécies se développent.

2. Diatrypales.

Chez les *Eutypa* (fig. 13, A), gynocarpe aplati, à tectum noir et ascothécies nombreuses, disposées en une seule couche, mais la structure palissadique n'a pas été conservée; - chez le *Diatrypella quercina* (id., B), le gynocarpe est subglobuleux; - chez le *Quaternaria quaternata* (id., C), il ne contient que quatre ou cinq ascothécies; - chez le *Diatrype disciformis* (id., D et E) (et d'autres), il se forme comme celui des *Nummularia*, sous un «ectostroma» conidiogène caduc, en partie palissadique.

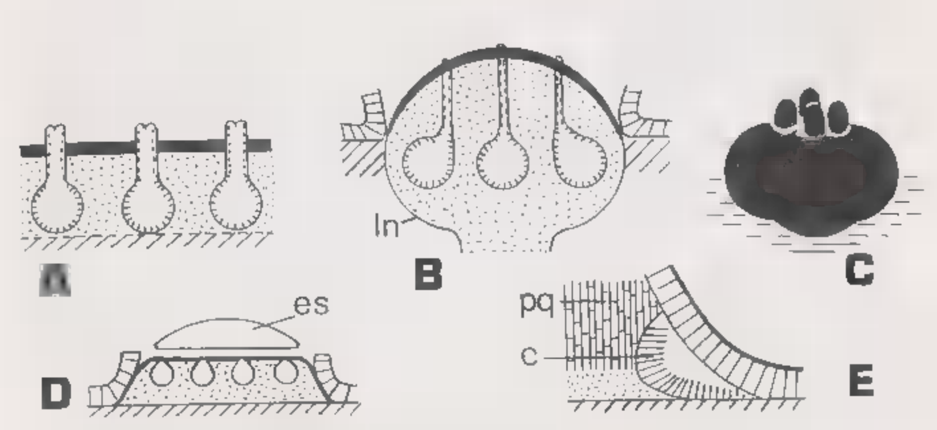


Fig. 13. – Gynocarpes de Diatrypales. A. *Eutypa* sp. : type eutypoïde, gynocarpe stromatoïde aplati, peu différencié par rapport aux tissus de l'hôte, contenant sous son tectum des ascothécies disposées en une seule couche. Tectum d'abord creusé de locules pycnidiennes (non figurées); B. *Diatrypella quercina* : gynocarpe sub-globuleux, mieux différencié, à base très épaisse délimitée par un liseré noir (ln); C. *Quaternaria quaternata* : gynocarpe entier, contenant quatre ascothécies; D. *Diatrype disciformis* : gynocarpe sous un ectostroma conidiogène caduc (es) (cf. *Nummularia*, fig. 12, F); E. *Id.* : Bord de l'ectostroma. Structure palissadique (pq) et filaments conidiogènes (c).

3. Diaporthales.

On retrouve chez elles d'abord le type eutypoïde (fig. 14, A) avec tectum développé en premier, et alors creusé de locules conidiogènes (= locules pycnidiennes), puis le type valsoïde (B, cf. *Valsa nivea*), conique, à tectum garni de filaments conidiogènes ou creusé d'une cavité pycnidienne, et au-dessous un cycle d'ascothécies couchées, dont les cols convergent vers le centre du gynocarpe (id., C); ensuite une évolution régressive, qui a supprimé le gynocarpe (id, D, a) puis dispersé les ascothécies (id., D, b), lesquelles ont été progressive-

ment redressées (id., D, c et d). Chez certaines espèces à ascothécies dispersées, le gynocarpe (?) est réduit, autour de chacune d'elles, à un «*clypeus*» noir (*Hypospila pustulata*, id., E).

La disparition du gynocarpe chez certaines des Diaporthales est déjà annoncée chez certaines Diatrypales, chez lesquelles il ne se distingue presque plus des tissus de l'hôte. Les gynocarpes ainsi presque indifférenciés peuvent toutefois être encore délimités dans le bois de l'hôte, par un liseré brun (cf. *Diatrypella quercina* (fig. 13, B) et *Valsa nivea*).

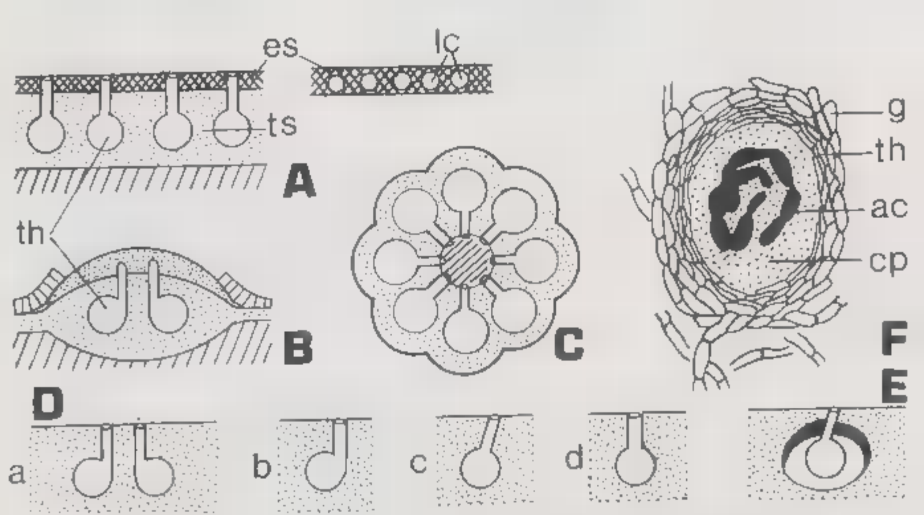


Fig. 14. - Gynocarpes de Diaporthales. A. *Valsa* sp. : type eutypoïde (cf. *Eutypa*, fig. 13, A). Gynocarpe stromatoïde aplati, dont le tectum forme un ectostroma (es) et le reste un entostroma (ts); ectostroma développé le premier, et alors creusé de locules pycnidiennes (lc), émettant des conidiospores; ensuite, développement de l'entostroma, contenant une couche d'ascothécies (th); B. *Valsa* sp., cf. *nivea* : type valsoïde. Gynocarpe stromatoïde conique, à base et tectum épais; tectum conidiogène, soit par un revêtement de filaments conidiogènes, soit dans une locule pycnidienne (non figurée); base épaisse, délimitée ou non par un liseré brun, et contenant un cycle d'ascothécies (th), celles-ci couchées de telle façon que leurs cols soient réunis au centre du gynocarpe; C. Coupe transversale d'un stroma valsoïde; D. Évolution supprimant le gynocarpe, à partir du type valsoïde : a, *Pleuroceras cordiana*, ascothécies encore groupées en un cycle; b, *Plagiosphaeria moravica*, ascothécies éparses, mais encore couchées; c, *Gäumannomyces graminis*, et d, *Gnomonia*, redressement progressif des ascothécies éparses, au cours de l'évolution. Cf. la séparation et la dispersion des éléments du gynocarpe chez les Astériniens (fig. 8); E. *Hypospila pustulata* : ascothécie dans un clypeus; F. *Valsa* sp. : ascothécie jeune. g, gynocarpe; th : paroi ascothéciale; cp, carpocentre; ac, appareil ascogonial (= hyphe de Woronin).

4. *Sordariales.*

Chez les *Lasiosphaeria* (fig. 15, A et B) le gynocarpe est encore très développé,

sous la forme d'une pyrénosphère contenant une seule ascothécie. Mais chez les *Sordaria* (id., C et D) et la plupart des autres espèces, le gynocarpe a au contraire été supprimé : chaque périthèce se réduit à une ascothécie, à nu sur le mycélium.

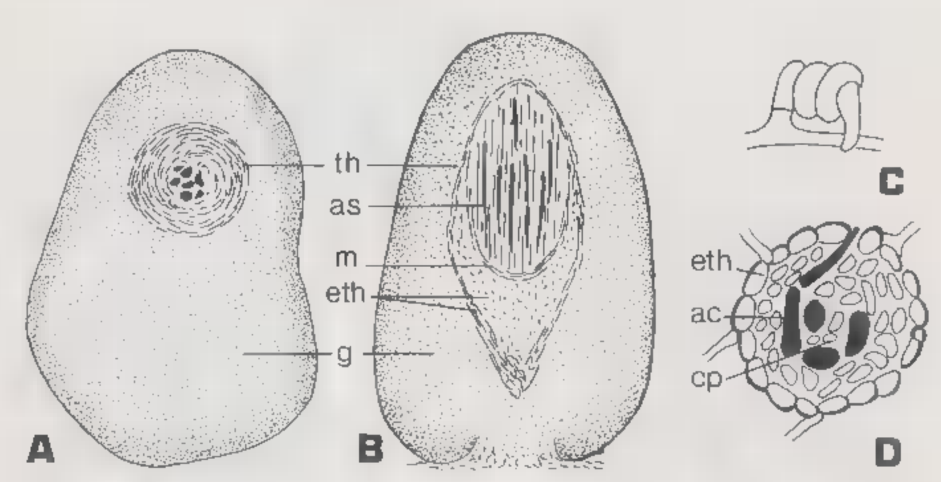


Fig. 15. — Gynocarpes de Sordariales. A. *Lasiosphaeria ovina* : gynocarpe développé en une pyrénosphère à cortex noir, contenant l'ébauche glomérulaire d'une ascothécie (th); B. *Id.* : pyrénocarpe adulte. g, gynocarpe; eth, paroi de l'ascothécie; m, ménisque formé par le plancher de la périlocule = sous-hyménium paraphysogène; as, asques et paraphyses; C., *Gelasinospora calospora* : primordium hélicoïdal d'une ascothécie; pas de gynocarpe; D. *Id.*, ascothécie jeune, eth, sa paroi; cp, carpocentre formé de cellules nourricières; ac, appareil ascogonial (= hyphe de Woronin). (D'après PARGUEY-LEDUC, 1967 b).

Ce qui précède donne lieu aux remarques suivantes :

1) Le gynocarpe stromatoïde (= ascostroma) des Xylariales (*Hypoxylon, Rosellinia*, etc...) comprenant une couche palissadique sous un tectum conidiogène, avec formation des ascothécies sous le tectum (fig. 12, A à D), est semblable à celui du *Nectria cinnabarina* (fig. 11, C), mais aussi à celui des Pyrénomycètes les moins évolués (*Dothidea*, fig. 1). Mais, chez ceux-ci, il se forme sous le tectum seulement des carpocentres, tandis que chez les Xylariales et le *Nectria*, ils sont contenus chacun dans une ascothécie. Il y a là les termes extrêmes de l'évolution qui a conduit au type ascothécien.

2) Le tectum des gynocarpes des divers Sphaeriacéens est en principe conidifère : avant que se forment les ascothécies, sa surface se garnit d'une couche de filaments conidiogènes, comme chez le *Nectria cinnabarina* (fig. 11, C), ou bien il se creuse de locules pycnidiennes (fig. 14, A). Or là encore, une fonction d'abord conidiogène du tectum s'observe déjà chez les Pyrénomycètes

les moins évolués : les *Dothidea* (fig. 1).

3) Cette fonction aboutit chez certaines espèces à la transformation du tectum en un **ectostroma** conidiogène caduc, développé avant le gynocarpe proprement dit (*Nummularia*, fig. 12, F; *Diatrype*, fig. 13, D et E). Chez le *Xylaria hypoxylon*, à gynocarpe dressé, cet ectrostroma est représenté par le sommet ramifié et caduc de celui-ci (fig. 13, G).

4) Enfin, le gynocarpe des Sphaeriacéens, quand il est valsoïde (fig. 14, B et C) rappelle (par convergence) celui des Astériniens (fig. 8, B et C); comme ce dernier, en évoluant, il s'est réduit à ses éléments, séparés et épars (fig. 8, D). Mais cela a été le résultat d'une évolution régressive du gynocarpe qui, déjà peu distinct des tissus de l'hôte chez les *Diatrype*, ne se différencie plus du tout chez les espèces à ascothécies éparses dans ces tissus. La suppression du gynocarpe a donné des espèces «apostromiennes», à périthèces réduits à une ascothécie. De tels périthèces sont toutefois encore logés dans ou sous un «clypeus» chez quelques espèces (*Hypospila*, fig. 14, E).

b) Les **ascothécies des Sphaeriacéens**, à l'état jeune, dérivent d'une ébauche qui est encore parfois arbusculo-glomérulaire, ou du moins de la partie supérieure glomérulaire d'une telle ébauche (*Thielavia*, fig. 9, B), mais qui est en général purement glomérulaire (fig. 16). Elle est alors formée d'un axe ascogonial, généralement hélicoïdal (id., A et B), autour duquel se pelotonnent des filaments recouvrants, nés de sa base. A ses débuts, le tout peut encore rappeler un appareil arbusculaire réduit à son sommet (id., C), mais le plus souvent cela même n'est pas reconnaissable (id., D, E, F).

Très tôt se différencient la paroi ou enveloppe de l'ascothécie et son carpocentre, avec dans celui-ci l'appareil ascogonial, formé d'un ou plusieurs ascogones, en principe pourvus de trichogynes (fonctionnels?). Quand il y a un seul ascogone, il est spiralé ou arqué (fig. 14, F et fig. 15, D); malgré cela, il ne dérive pas directement du filament axial de l'ébauche, lui aussi hélicoïdal; il provient de la partie terminale de celui-ci. Dans certains cas, seule cette partie s'entoure de filaments recouvrants : cela donne une ébauche glomérulaire à pédicelle hélicoïdal (FAYRET et PARGUEY-LEDUC, 1975 : *Gnomonia leptostyla*). Un filament hélicoïdal n'est donc pas forcément un ascogone.

Le **carpocentre** peut être **«diaporthéen»**, et alors formé par un plectenchyme nourricier, qui se résorbe au cours du développement de l'appareil sporophytique (fig. 16, D) : c'est là sa structure primitive, mais ensuite une évolution régressive l'a conduit au type **«diatrypéen»**, réduit à un réseau, parfois très lâche, de filaments rappelant les paraphysoïdes des Discomycètes (fig. 16, E), et finalement au type **«xylarien»**, où ce réseau lui-même n'existe plus (id., F). En gros, le type diaporthéen est celui des Diaporthales et Sordariales, le type diatrypéen celui des Diatrypales (et de quelques Xylariales, telles que l'*Hypoxylon rubiginosum* et le *Xylaria hypoxylon*), le type xylarien celui des Xylariales (et déjà de quelques Diatrypales, comme le *Diatrype disciformis*). On suit ainsi une évolution allant des Diaporthales aux Xylariales, mais elle comporte toutefois quelques irrégularités : ainsi, déjà chez quelques Sordariales (des genres

Chaetomium et *Triangularia*), une évolution accélérée ■ considérablement réduit ou supprimé le tissu carpocentral.

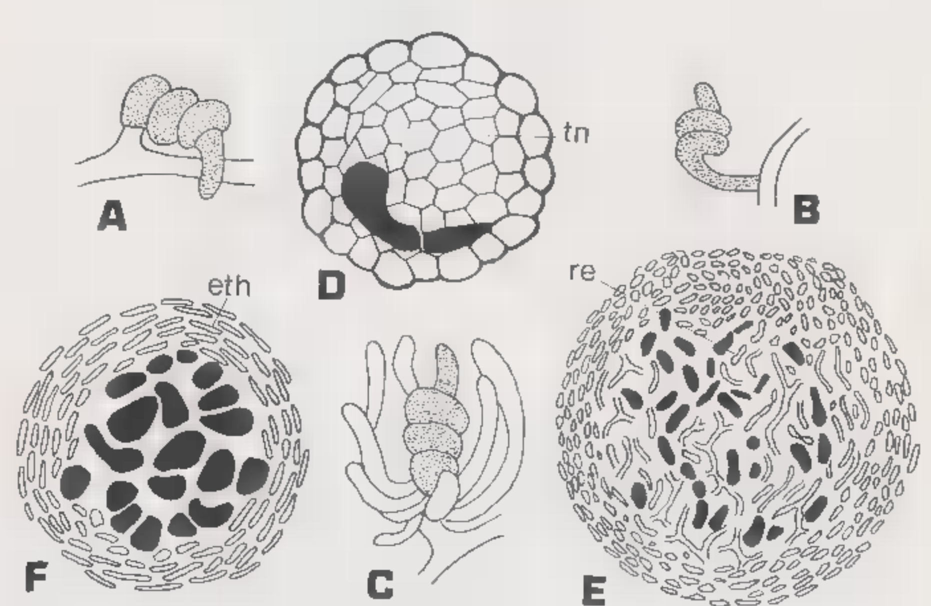


Fig. 16. – Primordiums et carpocentres des Sphaeriacéens. A. *Gelasinospora calospora* et B. *Sordaria macrospora* : primordiums hélicoïdaux encore sans filaments recouvrants; C. *Gelasinospora calospora* : primordium hélicoïdal avec filaments recouvrants; ensemble arbusculaire; D. *Bombardia lunata* : carpocentre diaporthéen (tn, tissu nourricier); hyphe de Woronin en noir; E. *Eutypa lata* : carpocentre diatrypéen (re, réseau carpocentral); F. *Hypoxylon* sp. : carpocentre xylarien, réduit à l'hyphe de Woronin (eth, enveloppe ascothéciale).

En règle générale, l'évolution régressive du carpocentre ■ été plus ou moins compensée par une épaisseur plus grande de l'enveloppe. Dans le carpocentre, ou à sa place, l'appareil ascogonial, puis le jeune appareil sporophytique, sont depuis longtemps connus sous le nom d'**hyphe de Woronin**.

c) Dans les **ascothécies adultes** (fig. 17) :

1. l'**enveloppe ascothéciale**, souvent épaisse, comporte généralement un cortex, que peut doubler un **plectenchyme sous-cortical**. Ce cortex existe même chez des espèces dont les ascothécies sont incluses dans des formations gynocarpiques (ascostroma ou pyrénosphères). Il fait toutefois défaut chez le *Cryptosphaeria eunomia*, et il est réduit à sa partie supérieure chez l'*Hypoxylon coccineum*.

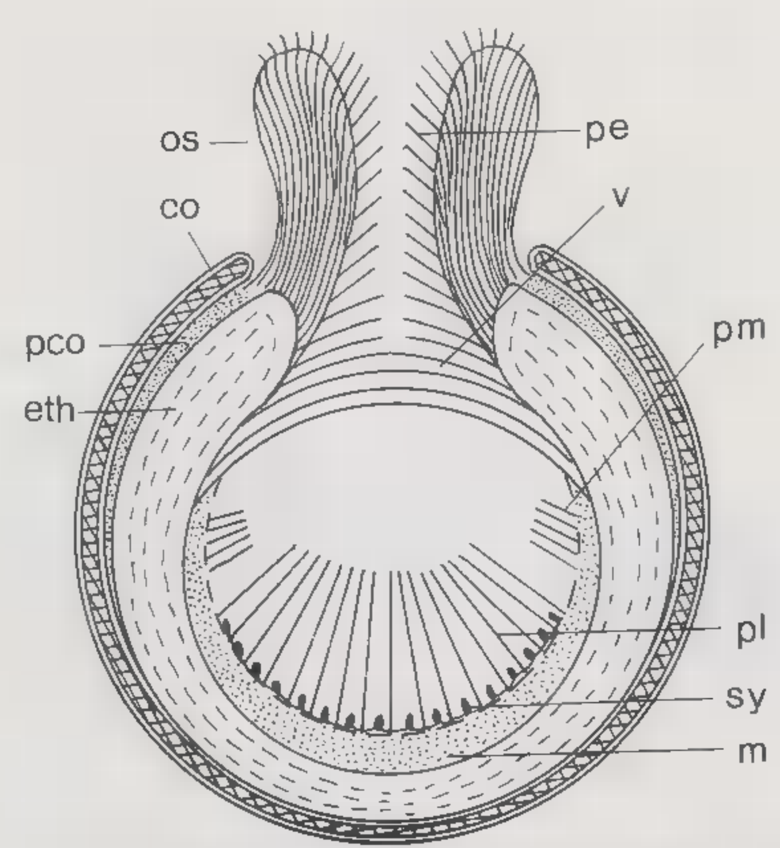


Fig. 17. — Ascothécie adulte (schéma). co, cortex; pco, plectenchyme sous-cortical; eth, enveloppe ascothéciale os, appareil ostiolaire; pe, périphyses; v, voûte sous-ostiolaire (formée de périphyses); pl, paraphyses pm, paraphyses secondaires extra-hyméniales; m, ménisque; sy, appareil sporophytique.

2. le carpocentre s'entoure d'un **appareil périloculaire** comportant, comme celui des Ascoloculaires évolués, une **cloche** sus-hyméniale (= **dôme** ou **cône** sus-hyménial) et un **ménisque** (ou **disque**) sous-hyménial. Comme le carpocentre lui-même, ces formation ont naturellement subi une évolution régressive : encore nettes chez les Sordariales, les Diaporthales et quelques Diatrypales (*Cryptosphaeria eunomia*), elles sont réduites chez les autres Diatrypales, les autres Xylariales et les *Chaetomium*, où seul le ménisque est encore plus ou moins distinct.

3. sur le ménisque, ou sur un sous-hyménium porté par celui-ci, se développent des **paraphyses** qui, avec les **asques**, forment un **hyménium**. C'est à lui

que les **Ascohyméniaux** doivent leur nom. Il est en principe fortement concave, en forme de coupe, de sorte que les asques et les paraphyses convergent vers l'axe de l'ascothécie (fig. 18, A). Mais chez les *Melanospora* et *Thielavia*, alliés aux Sordariales, on note des variantes remarquables (id., B et C) (cf. DOGUET, 1955 a et 1956), ce qui a donné : la transformation progressive du ménisque en un disque plan, avec asques et paraphyses parallèles et verticaux (fig. 18, D), puis sa transformation en une masse convexe, qui est devenue un nodule pédicellé, avec hyphes ascogènes, asques et paraphyses en un bouquet divergent (fig. 18, E), enfin sa réduction à ce nodule, situé au milieu du carpocentre (fig. 18, F). Cette dernière disposition pourrait conduire au type **plectascé** (asques sans ordre dans la cavité ascothéciale).

Il n'y a **pas de pseudo-paraphyses**, mais les flancs de la cavité ascothéciale peuvent porter des paraphyses secondaires, **extra-hyméniales**, rappelant, du

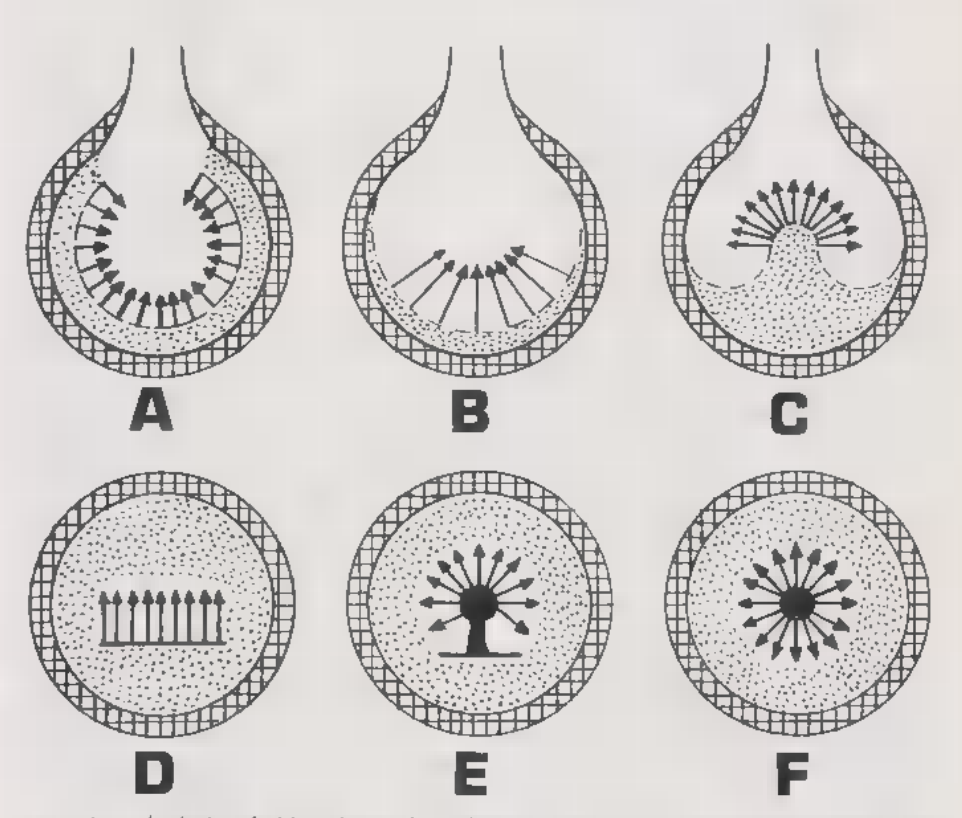


Fig. 18. — Évolution de l'hyménium des Sphaeriacéens. A à C. *Melanospora parasitica*, *M. zamiae*, *M. ornata* : évolution du type concave au type fortement convexe. D : *M.* sp., hyménium sur base plane; E. *M. ornata*, base en forme de bouton pédicellé; F. *Thielavia setosa*, bouton central sans pédicelle; évolution vers un type plectascé (d'après DOGUET, 1956).

moins par leur situation, les paraphyses pleurales des Lichens Verrucariens (cf. 2è partie, fig. 15) mais non les paraphyses secondaires des Discomycètes parathéciens, qui sont produites par l'appareil parathécial. Elles peuvent être en continuité avec les périphyses du canal ostiolaire.

Enfin, il n'y a pas de paraphyses dans l'hyménium de la plupart des espèces à carpocentre diaporthéen (*Sordaria macrospora, Pleurage, Gelasinospora*...) et chez d'autres espèces les paraphyses sont évanescentes.

4. Au sommet de l'ascothécie se développe un **appareil ostiolaire**, qui toutefois fait défaut chez les espèces périsporiées (Erysiphales, Eurotiales...).

Cet appareil est traversé par un canal ostiolaire, dont la formation est schizogène chez les Diaporthales et les Xylariales, lysigène chez les Ophiostomatacées, proches des Diaporthales. Il est garni de périphyses, et il sert à la sortie des ascospores, parfois des asques, qui alors n'émettent qu'ensuite leur spores.

Au début, à la base du canal ostiolaire, entre celui-ci et la cavité ascothéciale, les périphyses peuvent former une voûte, qui ensuite se résorbe, du moins en son centre : *Eutypa scabrosa, Cryptosphaeria eunomia, Chaetoceratostoma longirostre*... D'autre part, on a déjà vu qu'il peut y avoir continuité entre le système des périphyses et celui des paraphyses extra-hyméniales. Chez les *Nectria* il s'agit d'une continuité entre les périphyses et les pseudo-paraphyses, ce qui indique que les périphyses peuvent être homologues à des pseudo-paraphyses (?).

Quant à son **mode de formation**, l'appareil ostiolaire pourrait, théoriquement, être composé de trois appareils concentriques, savoir (fig. 19) : un appareil **interne**, né du sommet de la cloche périloculaire; un appareil **externe**, né du plectenchyme sous-cortical; un appareil **intermédiaire**, né de l'enveloppe proprement dite. L'appareil interne est celui des Ascoloculaires (*Pleospora*, etc...), chez lesquels le sommet de la cloche se transforme en un méristème apical, qui engendre vers le bas les pseudo-paraphyses, et vers le haut l'appareil ostiolaire. Chez les Ascohyméniaux, c'est au contraire l'appareil intermédiaire qui prédomine, et l'appareil interne fait le plus souvent défaut. Toutefois, selon PARGUEY-LEDUC (1967 b), on trouve chez les Sordariales la série évolutive suivante :

– chez le *Sordaria macrospora* et l'*Helminthosphaeria clavariarum*, comme chez les Ascoloculaires, l'appareil interne existe seul. Il dérive du cône sushyménial et est garni de périphyses;

– chez le *Bombardia lunata* et le *Triangularia bambusae*, on trouve à la fois l'appareil interne et l'appareil intermédiaire, avec également des périphyses. Il en va de même chez le *Ceratocystis moniliformis*, dont l'appareil interne est toutefois très réduit, tandis que l'appareil intermédiaire forme un long col (MOREAU et MOREAU, 1952). Cela conduit au *Chaetoceratostoma longirostre*, chez lequel l'appareil intermédiaire, formant aussi un long col, existe seul (DOGUET, 1955 b).

– chez le *Gelasinospora calospora*, les *Melanospora*, le *Chaetomium globo-*

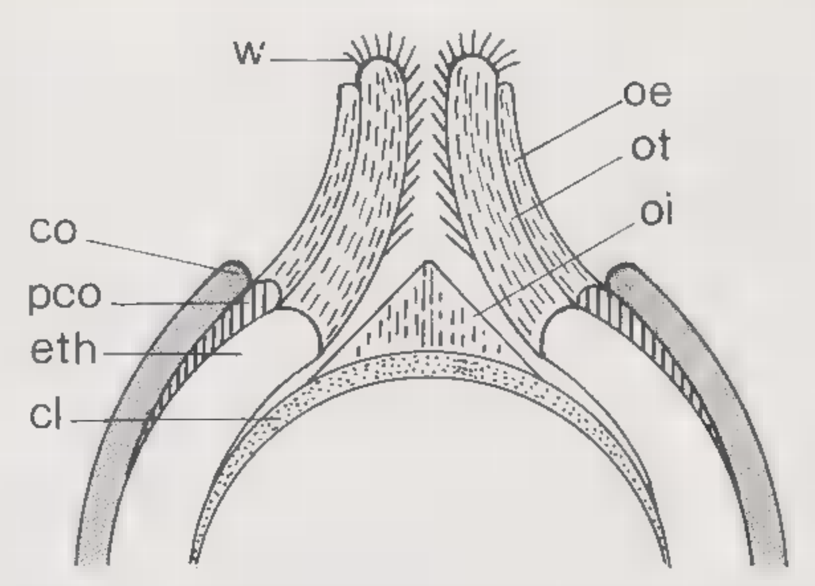


Fig. 19. — L'appareil ostiolaire des ascothécies. co, cortex; pco, plectenchyme sous-cortical; eth, enveloppe ascothéciale; cl, cloche sus-hyméniale; oi, appareil ostiolaire interne; ot, appareil intermédiaire; oe, appareil externe; w. couronne ostiolaire (= couronne parathéciale).

sum et le *Chaetomidium fimeti*, l'appareil intermédiaire est également seul présent, mais il est rudimentaire chez le *Ch. fimeti*, qui est périsporié;

— enfin, chez le *Chaetomium senegalensis*, existent à la fois l'appareil intermédiaire et l'appareil externe.

Chez les Diatrypales : *Eutypa lata* et *E. scabrosa*, on ne trouve que l'appareil intermédiaire, garni de périphyses.

Ces divers appareils sont en principe composés de filaments verticaux dont les extrémités, recourbées vers l'axe du canal constituent les périphyses. Au sommet, ces filaments peuvent former une couronne ostiolaire, qu'on peut comparer à la couronne parathéciale des Discomycètes. Cette comparaison conduit à penser que l'appareil ostiolaire des ascothécies peut être l'équivalent d'un appareil parathécial. Cela renforce l'idée d'une sorte de parenté entre Pyrénomycètes ascothéciens et Discomycètes parathéciens.

Nous pouvons reprendre à ce sujet ce qui a été dit à la fin de l'étude des discocarpes, concernant les **homologies entre les discocarpes des Pézizéens operculés et les pyrénocarpes des Sphaeriacéens** (v. 2è partie, fig. 23). Ainsi que le montre la fig. 20, on a :

— chez les Pézizéens, un carpocentre réduit, entouré d'une enveloppe parathéciale également réduite, portant un appareil ogival filamenteux;

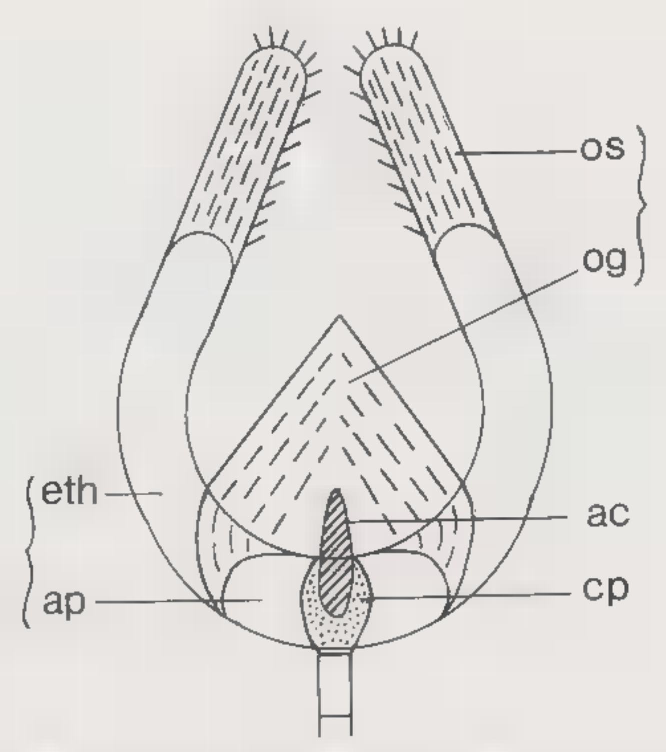


Fig. 20. – Ascothécie sphaeriacéenne et ébauche de l'apothécie pézizéenne (schémas comparatifs). cp, carpocentre; ac, appareil ascogonial; og, appareil ogival (de l'apothécie); ap, appareil parathécioïde (ou parathécial) de l'apothécie; eth, enveloppe ascothéciale; os, appareil ostiolaire (de l'ascothécie).

– chez les Sphaeriacéens, un carpocentre au contraire d'abord volumineux (mais se réduisant ensuite à son enveloppe périloculaire : cloche et ménisque), entouré d'une enveloppe ascothéciale, qui chez beaucoup porte au sommet un appareil ostiolaire filamenteux.

– d'où il résulte que l'appareil ostiolaire des Sphaeriacéens semble homologue à l'appareil ogival des Pézizéens.

Chez ceux-ci, l'apothécie se développe à partir de l'appareil ogival (cf. 2è partie, fig. 23 et 24) tandis que chez les Sphaeriacéens, le périthèce est essentiellement constitué par l'enveloppe ascothéciale : cette apothécie et ce périthèce ne semblent donc pas homologues. Par contre, une homologie paraît possible entre l'enveloppe «parathéciale» (réduite) des Pézizéens et l'enveloppe ascothéciale (beaucoup plus importante) des Sphaeriacéens.

Ces homologies se situent dans l'hypothèse d'un phylum (complexe) comprenant les Léotiens, les Ostropiens, les Pézizéens operculés et les Pyrénomycètes

ascothéciens, ayant en commun un certain type d'asques, pouvant posséder un tractus apical, et comprenant donc à la fois des Discomycètes et des Pyrénomycètes (cf. 2è partie, fig. 19).

IV. – PYRÉNOMYCÈTES PÉRISPORIÉS ET PLECTASCÉS

Ainsi qu'on l'a vu , et en accord avec les idées de CAIN (1959) nous ne pensons pas que les ascocarpes périsporiés ou plectascés, ou les deux à la fois, soient primitifs. Il nous paraît plutôt que leurs caractères résultent d'une évolution régressive, qui d'ailleurs a frappé aussi leurs asques, assez généralement globuleux, à paroi mince, voire évanescente, sans appareil apical distinct. Cela conduit à distinguer :

1. les **Discomycètes périsporiés** ou/et **plectascés** : **Tubérales**, seulement périsporiées, et **Elaphomycétales**, à la fois périsporiées et plectascées. Nous avons rappelé plus haut, à propos des discocarpes, comment on doit interpréter ceux des Tubérales;

2. les **Pyrénomycètes périsporiés** ou/et plectascés, au sujet desquels nous allons brièvement résumer ce que nous en avons dit dans notre ouvrage de 1960 (pages 652 à 669). D'après cet ouvrage, il y a parmi ces Pyrénomycètes :

a) des espèces **ascoloculaires**, par exemple les *Preussia*, qui sont proches des *Sporormia* (CHADEFAUD, PARGUEY-LEDUC et BOUDIN, 1966);

b) en plus grand nombre, des espèces **ascohyméniales**, dont les pyrénocarpes (= périthèces) sont des ascothécies, dérivées d'un filament axial ascogonial entouré de filaments recouvrants, et parfois développées dans un gynocarpe, bien plus souvent nues sur le mycélium. Ainsi sont :

I. Les **Erysiphales**, périsporiées, mais non plectascées, qui rappellent les Microthyriacées, mais sont ascohyméniales, tandis que celles-ci sont ascoloculaires, de sorte que leurs ressemblances doivent être le résultat d'une convergence, non d'une véritable parenté. Chez les *Méliolacées*, les ascothécies se forment dans un gynocarpe, qui ensuite les enveloppe. Chez les **Erysiphacées** ce gynocarpe fait défaut, et l'évolution régressive a conduit à des espèces chez certaines desquelles il n'y a plus qu'un seul asque par ascothécie.

II. Les **Plectascales** *(l. sensu)*, au contraire plectascées, mais sans être pour autant toutes périsporiées. Elles semblent apparentées aux Diaporthales ou aux Sordariales, et peuvent être classées ainsi :

– carpocentre du type «diaporthéen», c'est-à-dire essentiellement constitué par un tissu nourricier d'origine carpocentrale : **Thiélaviacées**, **Ophiostomatacées**, et **Chaetomiacées**;

– carpocentre du type «eurotien», ne comportant pas de tissu nourricier. Celui-ci est remplacé par un système d'hyphes centripètes qui, nées de la paroi ascothéciale, rappellent un peu, par leur disposition, des paraphyses : **Eurotiacées**

et **Gymnoascacées.**

Chez ces divers Champignons, les ascothécies sont produites directement par le mycélium: il n'y a pas de gynocarpe.

1. Chez les **Thiélaviacées**, proches des Sordariales du genre *Melanospora*, elles sont complètement closes, sans appareil ostiolaire. A l'intérieur, la structure plectascée résulte de ce que les hyphes ascogènes et les asques sont disposés en un bouquet rayonnant autour d'un nodule central, cela en vertu d'une évolution qui a débuté chez les *Melanospora* (DOGUET, 1955 a, 1956; v. fig. 18);

2. Chez les **Ophiostomatacées**, il y a au contraire un appareil ostiolaire, formant un long col. Elles sont proches des **Cératostomatacées**, qui ont un pareil col mais ne sont pas encore plectascées, et dont les asques sont encore allongés, avec appareil apical du même type que celui des Diaporthales, et des ascospores allantoïdes (genres *Ceratostoma* et *Ceratosphaeria*). Mais elles sont plus évoluées (régressivement) : asques globuleux, sans appareil apical; ascospores encore allantoïdes chez quelques espèces, globuleuses, à paroi bivalve, chez les autres (ce qui rappelle les Eurotiacées). Dans leurs ascothécies, il y a encore un ménisque sous-hyménial; il porte des files centripètes de cellules ascogènes;

3. Les **Chaetomiacées** ne sont pas (ou pas encore) plectascées, et seules certaines sont périsporiées, mais la plupart ont, comme les Ophiostomatacées, des asques globuleux, à paroi mince et fugace. Dans leurs ascothécies, les filaments recouvrants donnent une paroi externe garnie de fulcres, une paroi interne et un carpocentre formé d'un tissu nourricier. Dans celui-ci se développe l'appareil sporophytique. Les ascospores, globuleuses, unicellulaires et brunes, à périspore muqueuse, rappellent celles de diverses Sordariacées;

4. Les **Eurotiacées** (g. *Microascus*, *Magnusia*, *Cephalotheca*, *Eurotium*, *Monascus* et all.) sont caractérisées par leur appareil nourricier, décrit plus haut, qui remplace le carpocentre et témoigne d'une évolution régressive plus poussée que celle des familles précédentes, auxquelles elles semblent cependant apparentées, car : 1. les *Monascus* ont encore un col plus ou moins long, rappelant celui des Ophiostomatacées, mais toutefois ce col peut faire défaut, et il n'y a alors pas même un ostiole; 2. les *Magnusia* ont des fulcres, comparables à ceux des *Chaetomium*; 3. chez une partie des *Eurotium*, les ascospores sont bivalves, ce qui rappelle celles de certaines des Ophiostomatacées.

Leurs ascothécies (= périthèces) ont pour primordium un filament ascogonial généralement hélicoïdal, associé chez divers *Eurotium* à un filament parascogonial (= mâle, non fonctionnel) et entouré de filaments recouvrants. Chez les *Microascus*, ceux-ci naissent du mycélium; ils composent peut-être en réalité un gynocarpe rudimentaire (?). Les filaments recouvrants donnent la paroi ascothéciale qui, généralement noire, a au contraire des couleurs plus ou moins vives chez divers *Eurotium* : cela a fait penser à une parenté avec les Nectriales, mais il s'agit plutôt d'une convergence. Comme on l'a vu, la face interne de cette paroi engendre le tissu nourricier eurotien, qui n'est pas sans rappeler un système de paraphyses. Dans ce tissu se développent les filaments ascogènes, dont chaque

cellule engendre une dangeardie ascogène en crochet, ou devient directement un asque (cf. Ophiostomatacées).

Chez certains *Eurotium*, le développement des ascothécies présente des caractères singuliers (EMMONS, 1935). Ainsi : chez l'*E. stipitatum*, le filament ascogonial hélicoïdal s'allonge au sommet en un filament dressé, dont l'extrémité se ramifie et produit un bouquet de filaments secondaires, qui ensuite devient l'ascothécie; - chez un autre *Eurotium*, du type *brefeldianum*, il n'y a pas de filament ascogonial; le mycélium produit directement un filament dressé, dont les ramifications forment l'ascothécie. Il y a là l'indice d'une évolution régressive, mais ces *Eurotium* devraient faire l'objet d'une étude cytologique approfondie;

5. Les **Gymnoascacées** diffèrent des Eurotiacées par leurs ascothécies, dont la paroi, souvent garnie de fulcres, ce qui rappelle les Chaetomiacées, est non pas ferme, mais formée par un ensemble floconneux d'hyphes distinctes.

Nous terminons ici ce mémoire sur les ascocarpes, en laissant de côté les types secondaires qui, en général insuffisamment connus, sont de ce fait, pour le moment, peu significatifs. Malgré cela nous pensons que notre exposé, en dépit de ses imperfections, pourra être utile pour un perfectionnement de la systématique des Ascomycètes et l'étude de leur phylogénie. Mais pour cela il devra être complété par des recherches approfondies sur les fructifications conidiogènes (mucédies, acervules, sporodochies, pycnides) et surtout sur leur répartition en fonction des appareils ascogènes et des asques. Il faudrait aussi ne pas limiter la connaissance de ceux-ci à leur morphologie (forme générale, appareil apical), mais étudier en outre la structure fine et la biochimie de leurs parois (cf. BELLEMERE et LETROUIT-GALINOU, 1981, puis BOISSIERE, 1982, pour les asques des Lichens PARGUEY-LEDUC et JANEX-FAVRE, 1982, pour les asques des Pyrénomycètes), ainsi que l'évolution physiologique et la biochimie de leur contenu (cf. une étude préliminaire par CHADEFAUD, 1969). Un très long travail reste donc encore à faire.

L'idée de ce mémoire m'a été inspirée par Madame LETROUIT; d'autre part, Mesdames PARGUEY et JANEX m'ont beaucoup aidé pour sa mise au point. Que toutes trois trouvent ici mes remerciements.

BIBLIOGRAPHIE

ARNAUD G., 1918 — Les Astérinées. *Ann. École Nat. Agr. Montpellier*, sér. 2, 16 : 1-288.

ARNAUD G., 1931 — Les Astérinées VII. *Ann. Crypt. Exot.* 4 : 74-97.

BARR M.E., 1958 — Life history studies of *Mycosphaerella tassiana* and *M. typhae. Mycologia* 50 : 501-513.

BELLEMERE A. et LETROUIT-GALINOU M.A., 1981 — The Lecanoralean Ascus : an Ultrastructural Preliminary Study, in : Ascomycete Systematics : the Luttrelian Concept, Don R. Reynolds, edit.; Springer Verlag, New York, Heidelberg, Berlin : 54-70.

BOISSIERE J.C., 1982 — Contribution à la connaissance de l'ultrastructure et de la composition des parois du mycobionte de deux Lichens. Thèse de Doctorat, Paris VI (inédit).

CAIN R.F., 1959 — The Plectascales and Perisporiales, in relation to the evolution of Ascomycetes. *9th Intern. Bot. Congress*, Montréal, 11 : 56 p.

CHADEFAUD M., 1960 — Les végétaux non vasculaires. Tome I du *Traité de Botanique*, de M. CHADEFAUD et L. EMBERGER. Paris, Masson édit. 1018 p.

CHADEFAUD M., 1969 — Remarques sur les parois, l'appareil apical et les réserves nutritives des asques. *Oesterr. Bot. Z.*, 116 : 181-202.

CHADEFAUD M., PARGUEY-LEDUC A. et BOUDIN M., 1966 — Sur les périthèces et les asques du *Preussia multispora* et la position systématique du g. *Preussia. Bull. Soc. Myc. Fr.*, 82 : 93-122.

DOGUET G., 1955 a — Le genre *Melanospora. Le Botaniste*, 39 : 1-313.

DOGUET G., 1955 b — Étude du développement du *Chaetoceratostoma longirostre* Farrow. *Rev. de Mycol.* 20 (suppl. col. 2) : 132-143.

DOGUET G., 1956 — Le genre *Thielavia* Zopf. *Rev. de Mycol.* 21 (suppl. col. 1) : 1-21.

EMMONS C.W., 1935 — The ascocarps in *Penicillium. Mycologia* 27 : 128-150.

FAYRET J. et PARGUEY-LEDUC A., 1975 — L'ontogénie des périthèces et les asques du *Gnomonia leptostyla. Ann. Sc. Nat., Bot. et Biol. vég.*, 12è série, 16 : 17-41.

HIGGINS B.B., 1929 — Morphology and life history of some Ascomycetes with special reference to the presence and function of spermatia. II. *Amer. J. Bot.*, 16 : 287-296.

HIGGINS B.B., 1936 — Morphology and life history of some Ascomycetes with special reference to the presence and function of spermatia III. *Amer. J. Bot.* 23 : 598-602.

JANEX-FAVRE M.C., 1970 — Recherches sur l'ontogénie, l'organisation et les asques de quelques Pyrénolichens. *Rev. Bryol. et Lichénol.* 37 : 421-650.

LUC M., 1952 — Structure et développement de deux Dothidéales : *Systrema natans* (Tode) Th. et Sydow et *Bertia moriformis* (Tode) de Not. *Bull. Soc. Myc. Fr.* 68 : 149-164.

LUTTRELL E.S., 1951 a — Taxonomy of the Pyrenomycetes. *The University of Missouri Studies* 24, 120 p.

LUTTRELL E.S., 1951 b — The morphology of *Dothidea collecta. Amer. J. of Bot.* 38 : 460-471.

LUTTRELL E.S., 1953 — Development of the ascocarp of *Glonium stellatum. Amer. J. of Bot.* 40 : 626-633.

MOREAU F., 1953 — Les Champignons, T. II, Systématique. *Encyclopédie mycologique*, P. Lechevalier édit., Paris, 1179 p.

MOREAU F. et Mme, 1952 — Sur le développement du *Ceratocystis moniliformis* (Hedge-

cock) nov. comb. *Rev. de Mycol.* 17 : 141-153.

MORISSET E., 1963 – Recherches sur le Pyrénomycète *Sporormia leporina* Niessl. 1. (Pléosporale Sordarioïde). *Revue Gén. Bot.* 70 : 69-106.

MÜLLER E., 1950 – Die schweizerischen Arten der Gattung *Leptosphaeria* und ihre Verwandten. *Sydowia* 4 : 185-319.

MÜLLER E., et von ARX J.A., 1950 – Einige Aspekte zur Systematik Pseudo-sphärialer Ascomyceten. *Ber. der Schw. Bot. Ges.* 60 : 329-397.

PARGUEY-LEDUC A., 1960 – Étude du développement du *Leptosphaeria rusci* (Wallr.) Sacc. *C. R. Acad. Sc. Paris* 250 : 1703-1705.

PARGUEY-LEDUC A., 1966 – Recherches sur l'ontogénie et l'anatomie comparée des ascocarpes des Pyrénomycètes ascoloculaires. *Ann. Sc. Nat., Botanique*, 12ème série, VII : 505-690.

PARGUEY-LEDUC A., 1967 a – Recherches sur l'ontogénie et l'anatomie comparée des ascocarpes des Pyrénomycètes ascoloculaires. *Ann. Sc. Nat., Botanique*, 12ème série, VIII : 1-110.

PARGUEY-LEDUC A., 1967b – Recherches préliminaires sur l'ontogénie et l'anatomie comparée des ascocarpes des Pyrénomycètes ascohyméniaux. II : structure et développement des ascothécies. *Rev. de Mycol.* 32 : 259-277.

PARGUEY-LEDUC A. et JANEX-FAVRE M.C., 1981 – The ascocarps of Ascohymenial Pyrenomycetes, in Ascomycete Systematics : the Luttrellian Concept. Don R. Reynolds edit., Springer Verlag New York, Heidelberg, Berlin : 102-123.

PARGUEY-LEDUC A. et JANEX-FAVRE M.C., 1982 – La paroi des asques chez les Pyrénomycètes : étude ultrastructurale. I. Les asques bituniqués typiques. *Can. J. Bot.* 60 : 1222-1230.

STRIKMANN E. et CHADEFAUD M., 1961 – Recherches sur les asques et les périthèces des *Nectria* et réflexions sur l'évolution des Ascomycètes. *Rev. gén. Bot.* 68 : 725-770.